

87e ANNÉE. — IXe SÉRIE. T. XIII. Nos 1 et 2.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME XIII. — Nos 1 et 2.
[Ce cahier commence l'abonnement aux tomes XIII et XIV.]



PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

1911

PARIS, 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ÉTRANGER, 32 FR.
Ce cahier a été publié en Janvier 1911.
Les *Annales des Sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels.

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles

---

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. Ph. Van Tieghem.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent annuellement en plusieurs fascicules.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. Edmond Perrier.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent annuellement en plusieurs fascicules.

Abonnement annuel à chacune des parties, Zoologie ou Botanique

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

Prix des collections :

Première Série (Zoologie et Botanique réunies),	30 vol.	(*Rare*).
Deuxième Série (1834-1843).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Troisième Série (1844-1853).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Quatrième Série (1854-1863).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Cinquième Série (1864-1873).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Sixième Série (1874 à 1885).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Septième Série (1885 à 1894).	Chaque partie, 20 vol.	300 fr.
Huitième Série (1895 à 1904).	Chaque partie, 20 vol.	300 fr.
Neuvième Série (1905-1906-1907-1908).	Chaque année.	30 fr.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées par MM. Hébert et A. Milne-Edwards.

Tomes I à XXII (1879 à 1891). Chaque volume .... **15** fr.

22 volumes .... 330 fr.

Cette publication a été remplacée par les

ANNALES DE PALÉONTOLOGIE

publiées sous la direction de M. M. Boule

Abonnement annuel :

Paris et Départements. 25 fr. — Étranger. .... 30 fr.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

CORBEIL. — IMPRIMERIE CRÉTÉ.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME XIII



PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

1911

HYDROLYSE
DE QUELQUES POLYSACCHARIDES
PAR LE *BOTRYTIS CINEREA*

Par H. COLIN

INTRODUCTION

Malgré le nombre toujours croissant des recherches relatives aux diastases, les travaux méthodiques sur les dédoublements diastasiques effectués par un organisme en particulier, dans un groupe déterminé de substances, sont restés jusqu'à présent l'exception.

Quelques moisissures seulement ont été étudiées dans cet esprit ; il faut citer, en première ligne : le *Sterigmatocystis nigra* Van Tiegh. (*Aspergillus niger* Van Tiegh.), le *Penicillium crustaceum* Fr. (*Penicillium glaucum* Link) et, plus récemment, l'*Eurotiopsis Gayoni* Cost. et le *Monilia sitophila* Sacc.

En général, la tendance à considérer les enzymes comme des réactifs spéciaux, la préoccupation de distinguer les diastases déjà connues et d'en créer de nouvelles ont souvent fait perdre de vue les problèmes, plus intéressants, de la physiologie générale, notamment la question des rapports entre les sécrétions diastasiques et l'utilisation des différentes substances dont peut se nourrir un organisme.

Ce sont ces problèmes de physiologie générale que j'ai eus en vue, en entreprenant l'étude comparée des dédoublements diastasiques effectués dans le *groupe des sucres* par une Mucédinée bien connue, le *Botrytis cinerea*, forme conidienne du *Sclerotinia Fuckeliana* Fuckel.

J'ai choisi à dessein cette moisissure très vulgaire, parce

que plusieurs particularités de sa physiologie m'étaient connues par des travaux antérieurs ; c'est un organisme très polyphage, capable, par conséquent, de se développer sur les substratums les plus divers, et remarquable, dès lors, par la multiplicité de ses actions digestives. Ce que l'on sait déjà des ferments élaborés par lui le présente comme un producteur d'enzymes beaucoup moins énergique que le *Sterigmatocystis nigra*; à ce titre, il se rapproche davantage du plus grand nombre des Mucédinées.

J'ai commencé par cultiver le *Botrytis* sur les différents sucres dont j'ai fait l'étude, dans le but de suivre les transformations respectives de chacun d'eux au cours de la végétation.

Un second chapitre est consacré à la recherche des enzymes contenus dans les liquides fermentaires et dans les mycéliums.

J'ai examiné ensuite les rapports qui existent entre le sucre alimentaire et les diastases sécrétées.

Dans le dernier chapitre sont exposés les résultats concernant la spécificité des diverses diastases précédemment mises en évidence.

J'ai poursuivi ces travaux au laboratoire de Botanique de la Sorbonne, ainsi qu'au laboratoire de Biologie végétale de Fontainebleau.

Je remercie M. G. Bonnier de la bienveillance qu'il m'a constamment témoignée au cours de mes recherches; je remercie également M. Dufour des facilités de travail qu'il m'a procurées au laboratoire de Fontainebleau. Je dois une reconnaissance toute spéciale à M. Molliard, qui a bien voulu s'intéresser à mes travaux et m'assister de ses conseils. C'est également pour moi un devoir d'exprimer ma profonde gratitude à M. C. Tanret, qui m'a laissé puiser largement dans sa riche collection d'hydrates de carbone, ainsi qu'à M. Hamonet, dont j'ai tant de fois mis à contribution l'expérience et l'inépuisable obligeance.

CHAPITRE PREMIER

LES CULTURES

SIGNIFICATION ET TECHNIQUE DES CULTURES

Pour se rendre compte de l'action exercée sur un polysaccharide par les diverses diastases d'une moisissure, il importe d'examiner tout d'abord si cette substance possède, à l'égard de l'organisme étudié, une valeur nutritive.

Ce résultat ne peut être obtenu qu'en essayant de cultiver la moisissure sur un milieu favorable dont l'élément hydrocarboné est représenté par le sucre soumis à l'expérience.

L'examen de ce milieu, aux différentes époques de la végétation, fournit des renseignements de première importance sur l'hydrolyse du polysaccharide introduit comme aliment : ou bien, en effet, les produits de dédoublement s'accumulent dans le liquide de culture, ou bien celui-ci ne renferme jamais, au cours de la végétation, d'autre élément hydrocarboné que le polyose primitivement introduit.

Dans le premier cas, il ne peut y avoir aucun doute sur l'élaboration, par l'organisme, d'une diastase susceptible d'agir efficacement sur le sucre étudié ; dans le second cas, il y a lieu de croire à l'assimilation directe de la substance introduite, tant qu'on n'a pas mis en évidence, par d'autres méthodes, la présence, à l'intérieur du mycélium, d'un ferment efficace vis-à-vis de cette substance.

D'autre part, l'étude des propriétés actives du liquide de culture, aux diverses phases du développement, permet de se faire une première idée sur la façon dont s'opère l'hydrolyse. Si, en effet, la diastase existe en abondance, dans le liquide de culture, au moment où le polyose est transformé en ses produits de dédoublement, on est évidemment en face d'un ferment facilement diffusible et l'on peut en conclure que l'inversion s'effectue au moins partiellement, à l'extérieur, dans le milieu nutritif,

sans préjudice de ce qui se passe à l'intérieur des cellules ; inversement, si la diastase n'apparaît jamais dans le liquide extérieur, l'hydrolyse préalable, si elle a lieu, ne peut être le fait que d'un ferment strictement endocellulaire.

Ces considérations m'ont déterminé à commencer l'étude des sucres dont je me suis occupé par l'examen des transformations qu'ils subissent lorsqu'on les introduit, comme aliment, dans les liquides de culture.

Certains sucres, toutefois, n'ont été mis à ma disposition qu'en quantité trop restreinte pour me permettre de les utiliser dans les cultures; je me suis borné, dans ce cas, à étudier leur hydrolyse sous l'action de mycéliums venus sur d'autres sucres, autant que possible voisins des premiers.

*
* *

Les cultures étaient effectuées sur milieu Raulin ; les éléments de ce liquide, ainsi que je l'ai montré ailleurs (1), conviennent bien au *Botrytis cinerea*. Je me suis servi de vases à fond plat, soit matras de Fernbach, soit fioles d'Erlenmeyer.

Les procédés de stérilisation doivent varier, évidemment, avec les différents sucres. Le saccharose, stérilisé à l'autoclave en présence des autres éléments du liquide Raulin, s'intervertit partiellement, ce qui détermine une cause d'erreur appréciable, une petite quantité de sucre interverti existant dans le liquide de culture dès le début ; il est donc préférable de stériliser à la bougie les milieux renfermant du saccharose. Pour les autres sucres, maltose, lactose, dont la molécule s'hydrolyse plus difficilement, cet inconvénient n'existe pas et la stérilisation peut s'effectuer à l'autoclave. Toutefois, pour éviter toute altération des sucres, j'ai constamment usé de la précaution suivante : on fait une solution, à concentration double, des éléments du liquide Raulin, le sucre excepté, et on stérilise cette solution dans les matras de culture ; le sucre, dissous à concentration convenable, dans l'eau distillée, est stérilisé à part à l'autoclave dans de petits matras munis d'une tubulure

(1) H. Colin. *Rev. gén. de Bot.*, t. XXI, p. 97, 1909.

latérale ; après refroidissement, on introduit aseptiquement la solution sucrée dans les matras de culture.

Les spores servant à l'ensemencement provenaient de cultures du *Botrytis cinerea* sur carotte renouvelées assez souvent pour qu'on n'eût jamais à utiliser que des spores fraîches.

Après ensemencement, les matras de culture étaient placés à l'étuve de Roux réglée à 27-28°, ou quelquefois abandonnés à la température du laboratoire, lorsqu'il y avait intérêt à ralentir les phénomènes d'hydrolyse afin d'en mieux observer toutes les phases.

Pour suivre les transformations du sucre au cours de la végétation, on prélevait par intervalle, à l'aide d'une pipette stérile, une petite quantité du liquide de culture et l'on dosait la liqueur avant et après inversion. La plupart des dosages ont été effectués à la liqueur de Fehling, par la méthode de G. Bertrand ; il m'était impossible d'user du polarimètre, vu la faible quantité de liquide dont je disposais à chaque prélèvement. Lorsque, pour contrôler mes résultats, j'ai eu recours à l'examen polarimétrique, je disposais une série de cultures autant que possible comparables ; chacune de ces cultures, arrêtée au moment convenable, servait à un dosage. J'ai suivi la même méthode dans l'étude des propriétés actives des milieux nutritifs.

CULTURES SUR SACCHAROSE

De tous les sucres, le saccharose est un de ceux que les végétaux inférieurs, Bactéries, Levures et Mucédinées, assimilent avec le plus de facilité. Toutefois, il ne manque pas de Bactéries qui sont incapables de vivre aux dépens du sucre de canne : les Bactéries du vinaigre sont dans ce cas. Un grand nombre de Mucorinées se trouvent de même dans l'incapacité d'intervertir le saccharose ; on peut citer *Mucor Rouxii* Wehm., *Mucor circinelloides* Van Tiegh., *Rhizopus nigricans* Ehrb. Quant aux Mucédinées, elles utilisent généralement le saccharose, avec production rapide et abondante d'invertine ; il y a des exceptions cependant : c'est ainsi que l'*Eurotiopsis Gayoni* végète

avec peine sur saccharose et n'élabore pas de sucrase (1).

Le *Botrytis cinerea* se conduit comme la plupart des Mucédinées : cultivé sur liquide Raulin pourvu de saccharose, il donne une toile mycélienne qui recouvre la surface totale du liquide nutritif ; cette toile, d'abord blanche, devient grise dans la suite et produit, vers la fin de la culture, des filaments fertiles portant des conidies. Le développement ne diffère donc pas essentiellement de la végétation sur liquide Raulin pourvu de glucose (2).

« Toutes les fois, remarquait Bourquelot dès 1883, qu'on a réussi à faire prospérer une moisissure dans un milieu renfermant du sucre de canne, on a constaté que le premier acte de cette moisissure était le dédoublement du sucre en glucose et lévulose, acte auquel succède la destruction profonde des deux derniers sucres (3). »

Le *Botrytis* ne fait pas exception ; les expériences qui suivent en font foi. On prépare une série de cultures sur saccharose et l'on prélève, par intervalles, environ 2 centimètres cubes du liquide nutritif ; on dose sur un centimètre cube le sucre réducteur présent dans la liqueur ; le second centimètre cube est traité par HCl à 12 p. 1000 au bain-marie à 100°, durant un quart d'heure, après quoi on fait le dosage.

Je donne, dans le tableau ci-dessous, les dosages se rapportant à deux cultures effectuées à la température du laboratoire.

Culture I

Intervalle des dosages :	Cuivre réduit par cc. Avant inversion :	Cuivre réduit par cc. Après inversion :
Dosage initial	0 mg.	52 mg.
Après 5 jours	18 —	47 —
— 7 —	37 —	37 —
— 9 —	29 —	29 —
— 11 —	21 —	21 —

Culture II

Dosage initial	0 —	25 —
Après 5 jours	18 —	21 —
— 7 —	11 —	11 —

(1) Laborde. Recherches physiologiques sur une moisissure nouvelle, l'*Eurotiopsis Gayoni*. *Thèse de doctorat ès sciences*. Paris, p. 37, 1896.
(2) Voir H. Colin. *Loc. cit.*
(3) Bourquelot. *C. R.*, t. 97, p. 1322, 1883.

Le premier effort du Champignon consiste donc à faire passer le saccharose à l'état de sucre interverti ; à peine la concentration a-t-elle baissé de quelques milligrammes par centimètre cube, ce qui témoigne d'un faible développement de la moisissure, que déjà la totalité du saccharose est hydrolysée.

Les auteurs ont toujours été frappés de ce dédoublement rapide du saccharose réalisé par une quantité si minime de mycélium vivant. J'ai observé, en ce qui concerne le *Botrytis cinerea*, qu'au moment où l'hydrolyse est complète, la moisissure a acquis un développement correspondant à un poids sec de $0^{gr},5$. C'est au cours de la différenciation de ce faible poids de mycélium que $12^{gr},5$ de saccharose, répartis dans 250 centimètres cubes de liquide, ont été intégralement transformés en sucre interverti.

Sur divers organismes, la plupart des questions subsidiaires relatives à la production d'invertine et à l'hydrolyse du sucre de canne ont fait l'objet d'études nombreuses : influence de la concentration en sucre, en électrolytes, action de la température, de la lumière... etc. Une question reste toujours intéressante, celle de savoir où s'effectue l'inversion du saccharose : est-ce à l'intérieur des cellules ou bien au contraire au sein du liquide nutritif ?

Il faut d'abord écarter toute possibilité d'hydrolyse sous l'influence combinée de l'acidité du liquide de culture et de la température de l'étuve ; un milieu Raulin à saccharose, placé comme témoin à l'étuve à 27°, ne subit aucune altération, pendant le temps que les cultures voisines mettent à intervertir leur saccharose.

Une raison qui plaide en faveur de l'hydrolyse extra-cellulaire est tirée de l'action presque identique des solutions concentrées de glucose et de saccharose sur les cultures. E. Laurent a signalé des faits analogues dans ses recherches sur les Levures (1). Cette contradiction à la loi des coefficients isotoniques semble devoir s'interpréter par l'interversion au moins partielle du sucre de canne, antérieurement à sa pénétration dans les cellules ; d'autant plus que le maltose, dont l'hydrolyse ne s'effectue

(1) E. Laurent. Recherches physiologiques sur les Levures. *Annales de la Société belge de Microscopie* (Mémoires), t. XIV, p. 31, 1890.

certainement qu'à l'intérieur des filaments, ne présente pas cette exception aux lois de de Vries.

Mais c'est principalement à l'examen des propriétés actives du liquide de culture qu'il faut avoir recours dans la question qui nous occupe.

Les résultats classiques à ce sujet datent des travaux de Fernbach (1) sur le *Sterigmatocystis nigra*. Si l'on examine le liquide nutritif au point de vue de sa teneur en sucrase aux différentes phases de la végétation, on observe que l'invertine n'apparaît dans ce liquide qu'en petite quantité tant qu'il existe du saccharose à intervertir, de telle sorte que la sucrase présente dans le milieu est insuffisante à intervertir la totalité du sucre encore intact. Puis le ferment devient plus abondant à mesure que la culture vieillit ; le liquide présente son maximum d'activité lorsque le mycélium, ayant consommé tout le sucre mis à sa disposition, cesse de s'accroître et que les cellules, à moitié mortes, laissent diffuser à l'extérieur une partie des principes albuminoïdes qu'elles renferment. Du reste, ce maximum ne coïncide pas avec l'époque de la sporulation, ainsi que cela se passe pour le *Fusarium* étudié par Wasserzug (2).

Le *Botrytis* se conduit à peu près exactement comme le *Sterigmatocystis nigra*. A plusieurs reprises, j'ai recherché la sucrase dans le liquide nutritif en m'adressant soit à des cultures encore jeunes, soit à des cultures parvenues à la fin de leur développement ; les deux expériences qui suivent résument les résultats obtenus.

On décante le liquide nutritif d'une culture jeune et on en fait bouillir une partie pour supprimer toute possibilité d'une action diastasique ultérieure; faisant ensuite l'examen polarimétrique, on trouve $\alpha = -20'$ pour le liquide bouilli aussi bien que pour le liquide cru. On introduit alors dans de petits matras jaugés 2 centimètres cubes d'une solution de saccharose, on complète à 25 centimètres cubes avec les liquides soumis à l'étude et on abandonne les matras à l'étuve

(1) Fernbach. Recherches sur la sucrase. *Thèse de doctorat ès sciences*, Paris, 1890.
(2) Wasserzug. *Annales Inst. Pasteur*, p. 525, 1887.

à 35°. A ce moment la déviation polarimétrique est égale à $+5°44'$. En suivant de jour en jour l'expérience au polarimètre, on voit le pouvoir rotatoire des liquides non bouillis diminuer lentement. Après quatre jours, $\alpha = +18'$.

Au contraire, la déviation reste stationnaire dans les matras dont le liquide a été préalablement bouilli. Il y a eu dédoublement d'une partie du saccharose. Le liquide de culture possède donc une activité indéniable à l'égard du saccharose ; l'hydrolyse toutefois est loin d'être complète, puisque, après quatre jours, la déviation est restée positive.

Si l'on répète l'expérience avec le liquide d'une culture âgée dont le sucre a complètement disparu, on obtient au contraire, en moins de 48 heures, l'hydrolyse complète du saccharose introduit.

La sucrase existe donc dans le liquide de culture, même au moment où s'effectue l'hydrolyse du saccharose, mais elle s'y trouve en petite quantité.

On peut s'en rendre compte d'une autre façon, en s'adressant à une culture à ses débuts, dans laquelle le saccharose commence à s'intervertir. Si l'on décante le liquide nutritif de cette culture, pour le séparer complètement du mycélium et qu'on le replace à l'étuve dans les mêmes conditions, après l'avoir additionné de NaF à 1 p. 100, on voit l'hydrolyse se poursuivre encore, puis s'arrêter avant d'être totale.

Si le liquide est pauvre en invertine dans les premiers jours de la culture, le mycélium, au contraire, en renferme des quantités notables. Il suffit de recueillir le premier duvet formé à la surface du milieu, de le dessécher à la température ordinaire et de l'introduire, après l'avoir pulvérisé, dans une culture à saccharose non encore ensemencée, pour observer l'hydrolyse presque complète du sucre de canne.

D'autre part, en faisant agir comparativement des poids égaux de mycélium jeune et de mycélium âgé à l'état de poudre fermentaire, on constate que l'activité du mycélium jeune est notablement plus considérable que celle du mycélium adulte.

On doit conclure de ces faits, en raison de la présence de l'invertine dans le milieu nutritif, qu'une partie du saccha-

rose est intervertie dans le liquide de culture lui-même ; mais la rapidité de l'hydrolyse, dans les premiers jours de la culture, indique qu'une quantité notable de sucre doit être dédoublée à l'intérieur des cellules.

L'expérience suivante, tout artificielle qu'elle soit, se prononce en faveur de cette interprétation. On fait une solution à 5 p. 100 de sucre de canne dans du liquide Raulin et on l'introduit dans une éprouvette de 15 centimètres de hauteur sur 6 de diamètre. On prépare par ailleurs une solution d'invertine dont on remplit la cavité d'une bougie poreuse d'alumine. On place la bougie à l'intérieur de l'éprouvette de façon qu'elle en occupe à peu près l'axe ; l'appareil est ensuite abandonné à l'étuve à 27° ; les conditions sont donc identiques à celles que l'on réalise pour les cultures. Vingt-quatre heures après, on dose, sur 2 centimètres cubes, le liquide extérieur à la bougie : on n'obtient que des traces de cuivre réduit ; au bout de trois jours, le dosage donne 20 milligrammes de cuivre et après cinq jours, on trouve 108 milligrammes. L'hydrolyse, lente à se mettre en train, fait donc, dès le quatrième jour, des progrès très rapides.

On se pose immédiatement la question suivante : la sucrase a-t-elle diffusé, à travers les pores de la bougie, dans le liquide extérieur ? Pour m'en rendre compte, je prélève 10 centimètres cubes de la liqueur et je les isole dans un matras jaugé à 10. Si le liquide renferme de l'invertine, le dédoublement du saccharose doit se poursuivre dans le matras. C'est, de fait, ce qui se passe ; le lendemain de cette opération on obtient 125 milligrammes de cuivre pour 2 centimètres cubes, trois jours après, on trouve 148 milligrammes. Pendant ce temps, l'inversion progresse également dans l'appareil, mais *plus rapidement* que dans le matras : aux dates correspondant aux dosages précédents, on a, en effet, pour le liquide resté en contact avec la bougie, respectivement 130 et 164 milligrammes de cuivre. Enfin, si l'on attend quelques jours encore, l'hydrolyse est totale aussi bien dans le matras que dans l'appareil.

On saisit bien ici la simultanéité des deux causes d'hydrolyse susceptibles d'intervenir lorsque les cellules se trouvent en contact avec un milieu pourvu de saccharose. D'une part,

l'invertine que renferment les cellules diffuse au travers des membranes et se répand dans le liquide extérieur ; de l'autre, il s'établit, entre les contenus cellulaires et le milieu qui les baigne, des échanges au cours desquels le saccharose venu du dehors est transformé, dans les cellules, en sucre interverti dont l'excès passe dans le milieu de culture.

CULTURES SUR MALTOSE

Les Mucédinées utilisent généralement le maltose tout aussi bien que le saccharose : on connaît les résultats obtenus en culture sur maltose avec le *Sterigmatocystis nigra* (1), le *Penicillium crustaceum*, l'*Eurotiopsis Gayoni* (2), l'*Hormodendron Hordei* Bruhne (3), etc.

Le *Botrytis cinerea* se conduit de même ; ensemencées sur maltose, les spores germent normalement et donnent une toile mycélienne aussi abondante qu'en culture sur saccharose.

Mais tandis que le sucre de canne, dans les cultures, est généralement hydrolysé dès les premiers stades du développement, le maltose, au contraire, semble n'être dédoublé qu'au fur et à mesure des besoins de l'organisme. « La fermentation du maltose par la levure de bière, remarque Bourquelot, se déclare et s'achève sans qu'on puisse déceler, dans la solution, la présence du glucose... en sorte que les apparences sont pour une fermentation directe dans laquelle manquerait la phase de dédoublement (4). » Laborde relève la même observation dans les cultures d'*Eurotiopsis* : « Le maltose paraît être constamment seul dans le liquide, depuis le commencement jusque vers la fin de la consommation du sucre. »

C'est également ce que l'on constate avec le *Botrytis cinerea*. Le maltose possédant un pouvoir réducteur environ moitié moindre que celui du glucose résultant de son hydrolyse, il est possible, ici encore, de suivre avec une précision suffisante les

(1) Bourquelot. *C. R.*, XCVII, p. 1000, 1883; *Bull. soc. myc.*, IX, 1893; *Journ. de l'Anat. et de la Physiol.*, 1886, p. 192.
(2) Laborde. *Loc. cit.*, p. 30.
(3) Bruhne. *Zopf's Beiträge*, Heft IV, p. 1, 1894.
(4) Bourquelot. *C. R.*, XCVII, p. 1322, 1883.

transformations du maltose à l'intérieur du liquide de culture. Le dosage avant inversion fournit en effet un certain poids p de cuivre réduit ; après hydrolyse par un séjour de quatre heures au bain-marie à 100° en présence de HCl à 12 p. 1000, on obtient, au dosage, un poids de cuivre p' ; p' est supérieur à p tant qu'il existe, dans le milieu nutritif, du maltose encore intact ; la différence $p'-p$ permet évidemment de calculer la quantité de maltose non encore dédoublé, présent dans le liquide de culture au moment de chaque prélèvement.

Les tableaux ci-dessous se rapportent à des cultures dont les deux premières ont été effectuées à l'étuve à 26°, la troisième à la température du laboratoire.

Culture I

	Cuivre réduit par cc.	
Intervalle des dosages :	Avant inversion :	Après inversion :
Dosage initial...............	66 mg.	118 mg.
Après 4 jours..............	52 —	105 —
— 6 —	43 —	88 —
— 12 —	15 —	49 —

Culture II

Dosage initial...............	66 —	118 —
Après 6 jours..............	45 —	90 —
— 11 —	23 —	65 —

Culture III

Dosage initial...............	50 —	98 —
Après 5 jours..............	35 —	85 —
— 10 —	20 —	70 —

Ces dosages indiquent nettement que le glucose ne s'accumule pas dans le liquide nutritif au cours de la culture ; durant les premiers jours de l'expérience le rapport du cuivre trouvé avant inversion au cuivre trouvé après reste sensiblement constant et égal à 2 ; il augmente ensuite progressivement et devient supérieur à 3 vers la fin de la culture ; ce rapport tendrait vers l'unité si le maltose s'hydrolysait dans la culture.

Les cultures sur maltose présentent donc, vis-à-vis des cultures sur saccharose, une première différence essentielle : le *Botrytis* hydrolyse rapidement, dès les premiers stades de son développement, le saccharose mis à sa disposition ;

le maltose, au contraire, persiste tel jusqu'à la fin de la culture et disparaît lentement du milieu nutritif, sans subir, dans ce milieu, aucune hydrolyse.

Cette conclusion est confirmée par l'étude des osazones : en recueillant le liquide de culture aux différentes phases de la végétation et le traitant, après défécation, par l'acétate de phénylhydrazine, en n'obtient jamais d'osazone insoluble à chaud ; par refroidissement, il se forme un précipité abondant, soluble dans l'eau bouillante, dans l'alcool méthylique, fondant au bloc Maquenne à 206° et présentant les caractères microscopiques de la maltosazone.

J'ai essayé de me rendre compte de l'écart qui se manifeste, à la fin des cultures, entre les dosages avant et après hydrolyse. Dans ce but, j'ai recueilli le liquide d'une culture vieille de treize jours ; le dosage, pratiqué sur 10 centimètres cubes, a donné :

Avant hydrolyse..................	127 mg. de cuivre.
Après —	301 — —

En supposant que le chiffre obtenu dans le dosage antérieur à l'inversion soit relatif au maltose, il existerait dans la culture, au moment où on l'arrête, 117 milligrammes de maltose par 10 centimètres cubes de liquide.

Déterminons, d'après ces données, le pouvoir rotatoire ; nous trouvons : $[\alpha] = + 192°$, nombre bien supérieur au pouvoir rotatoire du maltose.

Si l'on prend, au contraire, le pouvoir rotatoire après inversion, alors qu'il n'y a plus, dans le liquide, que du glucose on trouve $[\alpha] = + 53°$, chiffre que l'on peut accepter.

D'autre part, la quantité de glucose trouvée après inversion, 161 milligrammes, est supérieure de 38 milligrammes à celle que donnent, par hydrolyse, 117 milligrammes de maltose.

Tout se passe donc comme s'il existait dans le liquide de culture — et en quantité toujours plus considérable à mesure que la végétation vieillit — une substance ne réduisant pas la liqueur de Fehling, possédant un pouvoir rotatoire dextrogyre supérieur à celui du maltose, et produisant, par hydrolyse, uniquement du glucose. Le liquide de culture ne

donnant pas avec l'iode de réaction caractéristique, on ne peut songer à la présence de dextrine, ni de glycogène. Il n'entrait pas dans mes préoccupations de faire une étude plus approfondie de cette particularité.

*
* *

On est en droit, désormais, de se poser la question de savoir si le maltose est assimilé *directement*, c'est-à-dire à l'état de maltose, par le *Botrytis*, ou s'il subit à l'intérieur des filaments mycéliens une hydrolyse préalable qui l'amènerait à l'état de glucose assimilé ensuite par le protoplasme.

L'absence constante de glucose dans le liquide de culture n'est pas une preuve suffisante en faveur de l'assimilation directe du maltose, car ce dernier pourrait être hydrolysé très lentement à l'intérieur des cellules, et le glucose résultant de l'hydrolyse, assimilé, au fur et à mesure de sa production, par le protoplasme.

Si l'on réussissait à caractériser le glucose dans le mycélium, on aurait un argument d'une certaine valeur en faveur de l'hydrolyse préalable du maltose. C'est la raison qui m'a déterminé à tenter l'expérience suivante :

On recueille le mycélium, on le broie au mortier, on traite ensuite la bouillie par l'alcool à 90° pour dissoudre les sucres; on filtre et on évapore l'alcool au bain-marie; le liquide résiduel est étendu d'eau distillée et traité par la phénylhydrazine acétique. Que l'on opère avec des mycéliums jeunes ou des mycéliums âgés, il ne se forme jamais d'osazone insoluble à chaud; par refroidissement, des cristaux abondants se déposent qui possèdent tous les caractères de la maltosazone.

Si donc du glucose prend naissance dans les filaments au cours de la culture, c'est d'une façon absolument transitoire et en si petite quantité qu'il est difficile de le mettre en évidence.

Dès lors, rien ne prouve, jusqu'à présent, que le maltose soit transformé en glucose avant d'être assimilé par la moisissure. Seule, l'étude des ferments contenus dans le mycélium, en

révélant la présence, dans les cellules, d'un ferment actif sur le maltose, pourra désormais donner la solution du problème. C'est du reste cette méthode indirecte qui a conduit Bourquelot à la conclusion que le maltose n'est assimilé par le *Sterigmatocystis nigra* qu'après hydrolyse préalable (1).

Activité du liquide de culture. — Tandis que les liquides nutritifs, dans les cultures de *Botrytis* sur saccharose, se montrent toujours actifs vis-à-vis du sucre de canne, faiblement au début des cultures, énergiquement à la fin, le liquide des cultures sur maltose ne possède, à aucun moment, la propriété d'hydrolyser le maltose, quand bien même on laisse vieillir la végétation jusqu'à épuisement complet du sucre et au delà.

Les liquides de culture ne fournissent donc aucun renseignement sur la présence d'une maltase à l'intérieur des filaments.

Le *Botrytis* se conduit, en cela, très différemment de l'*Eurotiopsis Gayoni* et du *Sterigmatocystis nigra* ; ces derniers, en effet, cultivés sur maltose, offrent des liquides de culture peu actifs vis-à-vis du maltose tant que le mycélium est jeune, très actifs au contraire à la fin de la végétation, lorsque le sucre est complètement épuisé et que les filaments se ramollissent.

CULTURES SUR RAFFINOSE

Le raffinose présente le plus grand intérêt, en raison de la complexité de son hydrolyse totale.

On sait que le raffinose est un triose non réducteur ; son hydrolyse complète, sous l'action des acides minéraux étendus, à chaud, fournit un mélange, à parties égales, de lévulose, de glucose et de galactose. L'hydrolyse s'effectue en deux temps : au premier, qui correspond à l'inversion faible, on obtient un mélange de lévulose et de mélibiose de pouvoir rotatoire (+ 53° en moyenne) environ moitié moindre que le pouvoir rotatoire du raffinose ; en prolongeant l'action de l'acide, le

(1) Bourquelot. *Journ. de l'Anat. et de la Physiol.*, p. 192, 1886.

mélibiose s'hydrolyse à son tour et donne une molécule de glucose et une molécule de galactose.

En laissant de côté, pour l'instant, toutes les questions relatives à la constitution du raffinose dans ses rapports avec les différents ferments qui pourraient intervenir lors de son hydrolyse, il importe de rechercher si, dans l'utilisation du raffinose par le *Botrytis*, on assiste à une hydrolyse préalable de ce triose et, dans ce cas, si l'hydrolyse passe par les deux stades caractéristiques de l'action des acides étendus.

L'intérêt qui s'attache à ces recherches n'est du reste pas exclusivement théorique, le raffinose se rencontrant dans un certain nombre de plantes : on l'a identifié dans les mélasses de sucrerie, dans les tourteaux de Coton, dans l'Orge et le Blé durant la période de germination, dans la manne de divers *Eucalyptus*... etc.

C'est principalement aux Levures qu'on s'est adressé pour étudier, en cultures, l'hydrolyse du raffinose. On sait, à ce sujet, que les diverses Levures se conduisent très différemment vis-à-vis du raffinose. En général, les Levures hautes ne fournissent, aux dépens du raffinose, que 18 p. 100 d'alcool, et, dans ce cas, l'alcool provient uniquement du lévulose détaché de la molécule de raffinose : ainsi s'expliquent les phénomènes de fermentation incomplète signalés par divers auteurs, notamment par Berthelot (1) et Loiseau (2). Au contraire, les Levures basses végétant sur le raffinose donnent environ 40 p. 100 d'alcool. Ces variations dans la production d'alcool ne peuvent provenir que de la diversité des actions diastasiques dont sont susceptibles les différentes Levures : les Levures hautes ne déterminent, en effet, qu'une inversion faible du raffinose et laissent par conséquent le mélibiose non fermenté ; les Levures basses, au contraire, provoquant l'inversion forte, font fermenter non seulement le lévulose, issu de l'inversion faible, mais encore les produits de dédoublement du mélibiose.

Went (3) a essayé des cultures sur raffinose du *Monilia sito-*

(1) Berthelot. *C. R.*, CIX, p. 548.

(2) Loiseau. *C. R.*, CIX, p. 614.

(3) Went. Ueber den Einfluss der Nahrung auf die Enzymbildung (*Jahr. für wissensch. Bot.*, t. XXXVI, p. 640, 1901.

phila; il signale l'utilisation du sucre avec production, faible d'ailleurs, de raffinase.

J'ai entrepris des cultures méthodiques de *Botrytis cinerea* sur raffinose, dans le but de suivre les transformations de ce sucre, au cours de son utilisation par la moisissure.

Le produit dont je me suis servi présentait un pouvoir rotatoire égal à + 103°8′; déshydraté suivant la technique recommandée par Bourquelot (1), il perdait environ 15 p. 100 de son poids, il s'agit donc du raffinose à 5 molécules d'eau.

Pour la technique des cultures et la stérilisation en particulier, j'ai suivi la même méthode que dans les cultures sur maltose; les solutions aqueuses de raffinose étaient stérilisées à part, à l'autoclave, en vapeur fluante. Je me suis assuré qu'au cours de ce traitement, le raffinose ne subit aucun dédoublement.

L'aspect des cultures rappelle ce que l'on obtient avec le saccharose : les débuts de la végétation sont assez lents ; puis il se forme à la surface du liquide une pellicule blanche qui s'épaissit et passe progressivement au gris-cendre ; vers la fin, des filaments fertiles se dressent sur la toile mycélienne.

Théoriquement les seuls dosages à la liqueur cupropotassique ne suffisent pas à mettre complètement en évidence les transformations successives du raffinose à l'intérieur du liquide de culture. Le raffinose livre, en effet, au premier stade de son hydrolyse, du lévulose et du mélibiose dont le pouvoir réducteur est voisin de celui du maltose. Il est difficile dès lors de se rendre compte de la quantité de raffinose présente dans la culture, au moment de chaque prélèvement, puisque l'augmentation du pouvoir réducteur, après inversion (2), peut provenir, à la fois, de l'hydrolyse du mélibiose et du dédoublement du raffinose encore intact. Les dosages avant et après inversion ne fournissent que deux équations qui ne permettent pas de déterminer les trois inconnues : hexoses, mélibiose, raffinose. D'ailleurs, il est impossible de faire

(1) Bourquelot. *Jour. de Pharm. et Chim.* [6], III, 1896.

(2) Pour obtenir l'hydrolyse totale, on introduit 1 cc. du liquide soumis à l'étude dans un matras jaugé à 10 cc. ; on complète au trait de jauge avec HCl à 12 p. 1000 et on abandonne au bain-marie bouillant pendant deux heures et demie.

intervenir, à chaque dosage, des équations de polarimètre, les prélèvements étant insuffisants.

Ce qu'il faut demander aux dosages, c'est le rapport du cuivre obtenu après inversion au cuivre obtenu avant inversion ; l'étude de ce rapport permettra, nous le verrons, de déterminer approximativement le degré atteint par l'hydrolyse.

Les doutes qui pourraient surgir, relativement à la marche de l'hydrolyse, seront, dans la plupart des cas, facilement dissipés par l'examen qualitatif du liquide de culture au moyen des osazones.

Voici les dosages se rapportant à quelques-unes de mes cultures sur raffinose :

Culture I

Intervalle des dosages :	Cuivre réduit par cc. Avant inversion :	Après inversion :
Dosage initial................	0 mg.	85 mg.
Après 2 jours................	13 —	84 —
— 3 —	38 —	83 —
— 5 —	50 —	79 —
— 6 —	46 —	77 —
— 10 —	26 —	41 —
— 11 —	16 —	30 —
— 13 —	8 —	14 —

Culture II

Dosage initial................	0 —	83 —
Après 3 jours................	45 —	81 —
— 5 —	43 —	70 —
— 8 —	18 —	35 —

Culture III

Dosage initial................	0 —	84 —
Après 3 jours................	38 —	82 —
— 7 —	40 —	70 —
— 10 —	11 —	19 —

Culture IV

Dosage initial................	0 —	83 —
Après 3 jours................	44 —	82 —
— 8 —	21 —	39 —
— 12 —	0 —	0 —

Culture V

Dosage initial................	0 —	84 —
Après 3 jours................	43 —	83 —
— 5 —	45 —	70 —
— 10 —	10 —	19 —

De l'examen de ces tableaux se dégagent les considérations suivantes :

1° Il existe, depuis le début jusqu'à la fin de la culture, une différence entre la quantité de cuivre trouvée avant inversion et celle trouvée après ; c'est donc qu'à *aucun moment l'hydrolyse n'est complète* à l'intérieur du milieu de culture.

2° Les quantités de cuivre trouvées après inversion diminuent constamment, à partir du dosage initial, ce qui démontre l'utilisation du raffinose par la moisissure. La diminution est lente au début, lorsque la pellicule mycélienne s'organise en surface, puis rapide, lorsque la toile s'épaissit et grisonne.

3° La courbe des dosages avant inversion monte rapidement durant les premiers jours de la culture, passe par un maximum et s'abaisse ensuite doucement. Cette ascension brusque de la courbe, au début des cultures, correspond évidemment à une hydrolyse, au moins partielle, du raffinose, beaucoup plus rapide que ne l'est la consommation du sucre par la moisissure ; il en résulte que les produits de dédoublement, n'étant pas utilisés au fur et à mesure de leur mise en liberté, s'accumulent dans le liquide de culture.

Le parallélisme est donc complet entre les cultures sur saccharose et les cultures sur raffinose à leur début : dans l'un et l'autre cas, le premier effort de la Mucédinée a pour résultat de dédoubler rapidement ces deux sucres.

Relativement au raffinose, on doit se demander à quelle phase s'arrête cette hydrolyse du début. Le dédoublement n'est pas total puisque les dosages après inversion accusent une augmentation du cuivre réduit. Mais alors deux cas sont susceptibles de se présenter : ou bien une partie seulement du raffinose est hydrolysée à fond, de telle sorte qu'il y ait, dans le milieu, quatre sucres en présence, raffinose non encore touché, lévulose, glucose et galactose provenant du raffinose transformé ; ou bien, ce qui est plus probable, la totalité du raffinose a subi l'inversion faible, auquel cas on doit pouvoir caractériser le mélibiose à l'intérieur du liquide de culture.

Cette dernière interprétation est la vraie, l'examen des osazones le montre avec certitude.

Par traitement, à l'acétate de phénylhydrazine, du liquide de culture préalablement déféqué, il se forme, à chaud, une osazone insoluble ; recueillie et purifiée, elle fond au bloc Maquenne vers 230° ; il s'agit donc bien de la glucosazone ; d'autre part, la liqueur filtrée abandonne, par refroidissement, des flocons jaunes, confusément cristallins, qui se redissolvent intégralement à chaud. Ce précipité, purifié par recristallisation dans l'eau et desséché, fond, par une chauffe rapide, à 177-179° ; autant de caractères qui se rapportent à l'osazone du mélibiose.

Il existe donc du mélibiose dans le liquide de culture et cela, dès le début, sitôt que le milieu manifeste des propriétés réductrices, ce qui entraîne la conclusion suivante : le *Botrytis cinerea* utilise le raffinose en le dédoublant tout d'abord en lévulose et mélibiose.

4° Les phénomènes sont tout différents dans la seconde phase de la végétation. A partir du sixième et du septième jour le mélibiose semble exister à peu près seul dans le liquide de culture. En effet, prenons dans le tableau relatif à la culture I, les chiffres correspondant aux trois derniers dosages ; on a, pour le cuivre réduit avant inversion : 26, 16, 8 milligrammes. En supposant qu'il ne reste dans la culture que du mélibiose, calculons les quantités de cuivre qui seraient réduites par les produits de l'hydrolyse totale de ce mélibiose ; nous trouvons : 47, 29, 15 milligrammes ; ces chiffres, les deux derniers surtout, sont très voisins de ceux que donne l'expérience : 41, 30, 14.

D'autre part, si, vers le dixième jour de la culture, on soumet le liquide à l'épreuve des osazones, on n'obtient plus, à chaud, de précipité ; par refroidissement, il se dépose de la mélibiosazone.

Enfin, en admettant que le sucre présent dans le liquide vers la fin de la culture est du mélibiose presque uniquement, on trouve, pour le pouvoir rotatoire, des nombres voisins de + 125°, ce qui convient à peu près au mélibiose.

On est donc autorisé à croire que le lévulose, rapidement mis en liberté dès le début de la culture, à la suite de l'hydrolyse faible du raffinose, est ensuite consommé à peu près intégra-

lement ; il arrive un moment où le mélibiose existe presque seul dans la culture ; il est dès lors utilisé par la moisissure et disparaît petit à petit. L'utilisation du mélibiose par le *Botrytis* s'effectue de telle sorte que jamais les produits d'hydrolyse, glucose et galactose, n'apparaissent dans le liquide de culture. Si donc le mélibiose subit, avant assimilation, une hydrolyse préalable, cette hydrolyse ne peut être qu'intracellulaire, et d'autre part très lente, puisque les produits de dédoublement sont utilisés au fur et à mesure de leur mise en liberté.

Tandis que la première phase des cultures sur raffinose, au point de vue de l'action diastasique du *Botrytis*, rappelait les cultures sur saccharose, la seconde phase se rapproche, au contraire, des cultures sur maltose.

Tout autres sont les résultats obtenus par Gillot (1) avec le *Penicillium crustaceum* cultivé sur liquide Raulin pourvu de raffinose.

Les deux phases signalées par moi, dans la transformation du raffinose, disparaissent complètement. Le raffinose est hydrolysé à fond dès le second jour de la culture. Il y a lieu de s'étonner de ces résultats. En effet, il ressort de l'inspection des tableaux de dosage, donnés par l'auteur, que les trois cinquièmes du raffinose présent au début de la culture (la concentration est de 2 grammes p. 100), sont consommés déjà 2 jours après l'ensemencement, alors que l'utilisation totale du raffinose demande 14 jours. On est habitué, cependant, à voir le sucre alimentaire disparaître lentement durant la période de germination.

On ne peut suspecter la pureté du produit employé, son pouvoir rotatoire étant égal à + 104°. Mais, dans l'étude préliminaire de ce produit, l'auteur remarque que l'action directe et immédiate des acides sur 1 gramme de raffinose « a donné $0^{gr},6066$ de glucose ». Or, après inversion forte, 1 gramme de raffinose ($C^{18}H^{32}O^{16} + 5\ H^2O$) donne $0^{gr},909$ du mélange lévulose, glucose et galactose ; après inversion faible, au contraire, on obtient $0^{gr},303$ de glucose et $0^{gr},575$ de mélibiose. Ce dernier sucre possédant un pouvoir réduc-

(1) Gillot. *Bull. Acad. roy. Sc. Belgique*, p. 99, 1900.

teur qui n'est que la moitié de celui du glucose, on conçoit que Gillot ait pu dire que le raffinose, après action des acides, donne $0^{gr},6066$ de *glucose*.

Les chiffres de dosage, rapportés par l'auteur au glucose, doivent donc l'être vraisemblablement au mélange de lévulose et de mélibiose, ce qui modifie notablement l'allure générale des résultats.

L'auteur fait, de plus, allusion à l'action hydrolysante de certains éléments du liquide de Raulin, tels, par exemple, que l'azotate d'ammoniaque, le sulfate de zinc, l'acide tartrique, sur le raffinose, indépendamment de tout dédoublement diastasique exercé par le *Penicillium*. Cependant, il est facile de se rendre compte que, dans les conditions où l'on expérimente, ces éléments n'ont aucune influence sur l'inversion du raffinose ; un témoin non ensemencé, placé à l'étuve à 26°, n'accuse aucun dédoublement du sucre.

Activité diastasique du liquide de culture. — En raison même de ces deux phases par lesquelles passent les cultures sur raffinose, la recherche des ferments solubles contenus dans le liquide de culture est de la plus grande importance.

Les cultures précédentes sur saccharose nous ont habitués, en effet, à voir apparaître dans le milieu un ferment soluble lorsque les produits d'hydrolyse envahissent rapidement le liquide nutritif. Au contraire, il ressort des cultures sur maltose que le ferment est absent du milieu lorsque les produits d'hydrolyse font défaut dans le liquide de culture.

Si ces données sont susceptibles de généralisation, on doit s'attendre à trouver, dans le liquide des cultures sur raffinose, une diastase hydrolysant ce triose jusqu'au stade inversion faible, tandis que le ferment correspondant au mélibiose ne saurait jamais se rencontrer dans le liquide.

C'est, de fait, ce que révèle l'expérience.

A. *Ferment relatif au raffinose.* — J'ai fait une première série d'essais avec le liquide d'une culture âgée, parvenue à la fin de son développement, et dont le sucre était complètement absent. Deux séries de matras ont été préparés renfermant tous 5 centimètres cubes d'une solution de raffinose à 10 p. 100 additionnée de 20 centimètres cubes de liquide de culture

bouilli ou non. Après 3 jours d'abandon à l'étuve à 36° on dose sur 1 centimètre cube ; les matras bouillis ne réduisent pas le Fehling, les autres donnent, par centimètre cube, 24mg,5 de cuivre. Il est facile de se rendre compte, d'après ces données, du degré d'hydrolyse provoqué par le liquide de culture. En effet, il existe dans les matras, par centimètre cube, 20 milligrammes de raffinose à 5 molécules d'eau ; supposons que le raffinose ait subi l'inversion faible : il a produit, dans ce cas, 11mg,4 de mélibiose, qui sont susceptibles de réduire 12 milligrammes de cuivre et 6 milligrammes de lévulose auxquels correspondent 12mg,5 de cuivre ; par conséquent, l'expérience fournit, pour le cuivre réduit total, un chiffre qui répond théoriquement à l'inversion faible.

Du reste, par traitement à la phénylhydrazine acétique, on recueille de la glucosazone et de la mélibiosazone.

Il se répand donc, dans le liquide de culture, au moins à la fin de l'expérience, un ferment, actif vis-à-vis du raffinose, et que Giaja (1) propose d'appeler *raffino-lévulase*.

J'ai répété l'expérience précédente avec le liquide de culture prélevé au début de la végétation, au moment où s'effectue l'inversion faible du raffinose. Je suis arrivé aux mêmes résultats.

B. Ferment relatif au mélibiose. — Quant au ferment correspondant au mélibiose (*mélibiase*), toutes les tentatives effectuées dans le but de le mettre en évidence à l'intérieur du liquide nutritif ne m'ont donné que des résultats négatifs.

Sur l'assimilation directe ou indirecte du mélibiose, il est donc impossible, jusqu'à présent, de se prononcer ; ici, comme pour le maltose, l'étude des ferments contenus dans le mycélium pourrait *seule*, en révélant à l'intérieur des hyphes la présence d'une mélibiase non diffusible, montrer que le mélibiose subit, avant assimilation, une hydrolyse préalable.

(1) Giaja. Étude des Ferments des Glucosides et des Hydrates de Carbone chez les Mollusques et chez les Crustacés. *Thèse de doctorat ès sciences*, Paris, 1909, p. 198.

CULTURES SUR MÉLÉZITOSE

L'intérêt pratique qui s'attache à l'étude de ce sucre est peu considérable, le mélézitose ne se rencontrant que très accessoirement chez les végétaux ; ce n'est que dans certains produits d'exsudation qu'on a signalé sa présence : dans la manne de Briançon, dans la manne de Turkestan, dans la miellée du Tilleul.

Du point de vue théorique, au contraire, l'étude de l'utilisation du mélézitose par les organismes présente une certaine importance. Ce triose offre, comme le raffinose, deux phases d'hydrolyse : le premier effet des acides étendus est de détacher du mélézitose une molécule de glucose ; il reste alors un biose réducteur, le turanose, très voisin du maltose et de l'isomaltose ; si l'on continue l'action de l'acide, le turanose se dédouble à son tour et donne 2 molécules de glucose, en sorte que, au terme de l'hydrolyse forte du mélézitose, on n'obtient que du glucose.

Retrouverait-on, dans la consommation du mélézitose, ces deux phases d'hydrolyse ? D'autre part, les cultures sur mélézitose offriraient-elles, comme les cultures sur raffinose, une double allure, selon que l'on considère la culture à ses débuts ou au contraire vers la fin de son cycle ? Dans ce cas, le glucose détaché lors de l'hydrolyse faible s'accumulerait tout d'abord dans le liquide nutritif, ce qui donnerait à cette première phase l'aspect des cultures sur saccharose, tandis que le turanose serait ensuite hydrolysé lentement à la manière du mélibiose, sans que les produits d'hydrolyse apparussent en quantité appréciable dans la culture.

Au sujet des cultures sur mélézitose on ne possède que les documents relatifs à la Levure : on sait que le mélézitose ne fermente pas, que le mélange de glucose et de turanose qui résulte de son hydrolyse faible ne fermente qu'en partie (1).

Le produit qui m'a servi possédait un pouvoir rotatoire égal à + 89° ; il ne donnait, par ébullition avec la liqueur de

(1) Alekhine. *Ann. Chimie et Phys.* (6), t. XVIII, p. 532.

Fehling, que des traces d'oxydule ; sa pureté était donc suffisante.

La technique des stérilisations est exactement celle que j'ai suivie dans les cultures sur raffinose.

Ensemencées sur milieu Raulin pourvu de mélézitose, les spores de *Botrytis* germent avec quelque retard si l'on se réfère à ce qui se passe dans les cultures sur saccharose ; il se forme assez tardivement, à la surface du liquide, une toile mycélienne qui se hérisse de filaments ramifiés presque tous stériles.

J'ai effectué les dosages successifs à la liqueur cupropotassique ; on rencontre, dans ces opérations, les mêmes difficultés que j'ai signalées au cours de l'étude du raffinose : le mélézitose, en effet, ne réduit pas la liqueur de Fehling ; mais le turanose, résultant, à côté du glucose, de l'hydrolyse faible du mélézitose, possède un pouvoir réducteur qui devient sensiblement double après transformation du triose en deux molécules de glucose. L'augmentation du pouvoir réducteur, après l'hydrolyse forte, peut donc tenir à deux causes : dédoublement du mélézitose, hydrolyse du turanose. Dans ces conditions, il est impossible de se rendre compte, par les seuls dosages au Fehling, des quantités de turanose et de mélézitose existant, à tout moment, dans le liquide de culture. Toutefois, ici comme dans le cas du raffinose, la comparaison des résultats obtenus dans les dosages, avant et après inversion, peut fournir des renseignements suffisamment précis sur l'hydrolyse du mélézitose et le mode d'utilisation de ce sucre par la moisissure (1).

Voici les dosages se rapportant à une des cultures effectuées sur mélézitose :

	Cuivre réduit par cc.	
Intervalle des dosages :	Avant inversion :	Après inversion :
Dosage initial..................	traces	85 mg.
Après 2 jours..................	18 mg.	83 —
— 4 —	39 —	78 —
— 6 —	38 —	50 —
— 8 —	8 —	10 —
— 9 —	0 —	0 —

(1) L'hydrolyse totale était réalisée en additionnant 1 centimètre cube du liquide de culture de 9 centimètres cubes de HCl à 12 p. 1000 et abandonnant au bain-marie bouillant durant une heure et demie. D'après Alekhine, « il suffit de chauffer pendant dix minutes une dissolution de mélézitose avec

De ce tableau se dégagent les conclusions suivantes :

1° Si l'on considère la courbe des dosages avant inversion, on voit que le pouvoir réducteur du liquide augmente rapidement dès les premiers jours. C'est donc que le mélézitose est hydrolysé et que ses produits de dédoublement s'accumulent dans la culture.

De quelle nature est cette hydrolyse ? S'agit-il de l'inversion faible, auquel cas il existerait, dans le liquide nutritif, simultanément du glucose, du turanose et du mélézitose ? S'agit-il au contraire de l'inversion forte, et alors il n'existerait dans le liquide, tant qu'il persiste du mélézitose, que du glucose et du mélézitose, sans que jamais le turanose fût présent en quantité appréciable ?

Il est impossible de répondre à cette question par l'examen des osazones ; le mélézitose, en effet, par traitement à la phénylhydrazine acétique, donne un mélange de glucosazone et de turanosazone, l'acide acétique du réactif déterminant l'hydrolyse faible du triose ; par conséquent, qu'il y ait du turanose ou du mélézitose dans le liquide de culture, on obtiendra, en toute hypothèse, un mélange de glucosazone et de turanosazone.

2° Vers le milieu de la culture, entre le quatrième et le sixième jour, le cuivre reste sensiblement constant dans les dosages avant inversion, pendant qu'il diminue rapidement dans les dosages après inversion. Durant cette phase, l'organisme fait une abondante consommation du sucre, sans que le pouvoir réducteur du liquide subisse aucune baisse. L'interprétation de ces faits est évidente : à mesure que le glucose disparaît, utilisé par la moisissure, les sucres non encore hydrolysés, soit mélézitose, soit turanose, achèvent de se dédoubler ; de nouvelles quantités de glucose sont ainsi mises en liberté qui maintiennent le pouvoir réducteur constant.

3° Dès le sixième jour, le rapport des deux dosages avant et après inversion devient $\frac{38}{50} = 0,76$. Ce rapport indique net-

SO^4H^2 très dilué pour que le pouvoir rotatoire prenne la valeur $[\alpha]j = + 63°8'$; une heure après, il devient égal à $+ 53°$, pouvoir rotatoire spécifique du dextrose ; après quoi, il ne change plus. » Alekhine. *Ann. de Chim. et de Phys.* (6), t. XVIII, p. 533.

tement que, dans le liquide de culture, le glucose et le turanose ne se trouvent pas dans la proportion qui correspondrait à l'inversion faible du mélézitose d'après l'équation :



$$C^{18}H^{32}O^{16} + H^2O = C^6H^{12}O^6 + C^{12}H^{22}O^{11}$$

En effet, le turanose acquiert un pouvoir réducteur sensiblement double en se transformant par hydrolyse en deux molécules de glucose ; le rapport des dosages avant et après inversion pour un mélange équimoléculaire de glucose et de turanose est donc très voisin de $\frac{2}{3}$.

En présence de ces données, on doit présumer que le glucose résultant de l'inversion du turanose s'accumule dans le liquide de culture. Cette conclusion se trouve justifiée par le dernier examen du liquide, le rapport des dosages avant et après inversion devenant égal à $\frac{4}{5}$.

Les cultures sur mélézitose présentent donc une première phase qui rappelle le début des cultures sur raffinose ; la moisissure commence, en effet, par dédoubler le mélézitose assez rapidement pour que les produits d'hydrolyse se manifestent en abondance dans le liquide de culture.

La seconde phase, au contraire, ne ressemble pas autant à la phase correspondante des cultures sur raffinose ; le glucose résultant de l'inversion du turanose apparaît dans le milieu nutritif, tandis que jamais ce liquide ne contient aucun des produits d'inversion du mélibiose.

Activité diastasique du liquide de culture. — Le liquide de culture, examiné après que la totalité du sucre a disparu, se montre capable d'hydrolyser le mélézitose jusqu'au stade inversion faible caractérisé par la présence du glucose et du turanose ; le dédoublement ne va pas au delà.

CULTURES SUR LACTOSE

J'ai obtenu, avec le saccharose et le maltose, deux types de culture très différents, tant au point de vue de la présence,

dans le liquide, des produits de dédoublement, que sous le rapport de la diffusion des ferments ; j'ai montré ensuite que les cultures sur raffinose répètent successivement, au cours de leur développement, les deux types précédents. Pour donner à ces premiers résultats un caractère plus général, je me suis appliqué à l'étude, en cultures, de plusieurs autres sucres, essayant de rapporter leur mode d'utilisation soit à celui du saccharose, soit à celui du maltose.

Je me suis adressé tout d'abord au sucre de lait. On possède, sur l'utilisation de ce sucre par les végétaux inférieurs, des renseignements suffisamment étendus.

On sait que les Bactéries consomment généralement le lactose.

Les Levures ordinaires n'attaquent pas le sucre de lait, ainsi que l'a établi Duclaux; cependant, dès 1887, cet auteur décrit une Levure plus petite que les autres, capable de fournir de l'alcool et de l'acide carbonique aux dépens du lactose (1). Depuis lors, Kayser a étudié trois Levures se développant très bien dans un milieu nutritif formé de lactose et de bouillon Liebig (2). On sait, d'autre part, que le *Sacch. Kefyr* Beyer, le *Sacch. Tyrocola* et d'autres sont susceptibles d'utiliser le sucre de lait, avec production parfois abondante de lactase.

Un certain nombre de moisissures réussissent également à végéter aux dépens du lactose : l'*Oidium lactis* Sacc., l'*Hormodendron Hordei*, par exemple, tandis que d'autres, telles que le *Mucor racemosus* Fres., refusent de se développer dans ces conditions.

Pour ce qui est du *Sterigmatocystis nigra*, « avec le sucre de lait, la germination des spores ensemencées, si rapide et si régulière avec le sucre candi, demeure rudimentaire. Les tubes mycéliens restent grêles et courts. Au lieu de former un feutrage épais couvert d'une forêt de tubes sporifères, ils forment, dans les cas les plus favorables, des îlots séparés où les fructifications sont rares ou absentes. En somme, au moins pour cette phase de la végétation, le sucre de lait

(1) Duclaux. *Ann. Inst. Pasteur*, I, p. 573, 1887.

(2) Kayser. *Ann. Inst. Pasteur*, V, p. 395, 1891. Voir aussi Mazé. Quelques nouvelles races de levures de lactose, *Ann. Inst. Past.*, XVII, 1903, p. 11.

n'est nullement l'équivalent du sucre candi (1) ». Mais si l'on fait pousser, à l'aide du sucre candi, une végétation abondante, et qu'alors on remplace ce sucre par du lactose, le *Sterigmatocystis* utilise le sucre de lait, bien que le développement soit moins satisfaisant qu'avec le saccharose.

Pottevin (2), en 1903, a répété l'expérience : transportant sur du liquide Raulin au lactose un mycélium de *Sterigmatocystis nigra* venu sur saccharose, il a vu le lactose disparaître progressivement de la culture, sans que jamais, du reste, le liquide nutritif renfermât trace de lactase.

Les cultures d'*Eurotiopsis Gayoni* (3) sur lactose présentent également des particularités intéressantes. Cette Mucédinée se développe très mal sur liquide Raulin au lactose ; il est possible, toutefois, de rendre la végétation plus facile, en se servant, pour préparer la solution nutritive, non pas d'eau pure, mais d'un liquide tel que l'eau de levure ou le bouillon Liebig, ou encore, ce qui est plus remarquable, en abaissant à 1 gramme d'acide tartrique par litre l'acidité du liquide Raulin. Ce dernier résultat est interprété par Laborde de la façon suivante : l'acidité du milieu Raulin normal est trop élevée pour permettre le bon fonctionnement de la lactase différenciée à l'intérieur des hyphes et grâce à laquelle le lactose passe à l'état de glucose et de galactose, mélange qui constitue un aliment excellent pour l'*Eurotiopsis*.

Au contraire, le lactose est un aliment convenable pour le *Botrytis cinerea*. Sans doute, les débuts du développement sont plus lents qu'avec le saccharose, mais dès qu'il s'est formé, en surface, une légère pellicule, le mycélium s'accroît normalement et donne un feutrage vigoureux dont le poids sec est peu inférieur à celui du mycélium venu sur saccharose dans les mêmes conditions. L'examen microscopique des filaments, tant au début que vers la fin de la culture, ne montre du reste aucune différence morphologique appréciable entre les filaments mycéliens venus sur lactose et ceux qui se différencient dans les cultures à saccharose ou à maltose.

(1) Duclaux. *C. R. Soc. Biol.*, février 1885.
(2) Pottevin. *Ann. Inst. Pasteur*, t. XVII, p. 31, 1903.
(3) Laborde. *Loc. cit.*, p. 42.

Pour suivre les transformations du lactose à l'intérieur du liquide de culture, il faut être à même de doser le lactose en présence de ses produits de dédoublement, glucose et galactose. Cette opération présente des difficultés sérieuses, sur lesquelles les auteurs ont fréquemment attiré l'attention (1).

Les dosages à la liqueur cupropotassique sont rendus délicats par ce fait que le lactose possède un pouvoir réducteur égal aux deux tiers environ du pouvoir réducteur de ses produits d'hydrolyse. Dans ces conditions, ainsi que le montre Giaja, pour une solution à 2 p. 100 de lactose hydraté, une inversion de 20 p. 100 se traduit par une différence de 1 centimètre cube dans le permanganate employé si l'on effectue le dosage sur 4 centimètres cubes. Cette différence est évidemment peu éloignée des erreurs d'expérience.

Si l'on adopte la méthode d'Allihn, qui consiste à réduire l'oxydule recueilli pour peser ensuite à l'état de cuivre métallique, Brachin fait voir qu'il est très difficile d'obtenir des résultats concordants à 4 milligrammes près : l'erreur est donc au moins aussi considérable que dans le procédé Bertrand.

Le polarimètre ne donne pas une précision plus grande ; le pouvoir rotatoire du lactose (+ 52°) est, en effet, très voisin de celui du mélange glucose + galactose (+ 66°). Pour la concentration de 2 p. 100 de lactose, on ne peut pas mettre en évidence, par cette méthode, une hydrolyse de moins de 20 p. 100.

Il n'est pas jusqu'à la méthode qualitative des osazones qui ne soit sujette à critique, les osazones du glucose et du galactose étant solubles à chaud dans une certaine proportion de lactosazone.

Il existe également une méthode cryoscopique énoncée par V. Henri et Ch. Marie ; elle présente à peu près le même degré de sensibilité que la méthode polarimétrique.

Enfin, Brachin a inauguré une méthode iodométrique qui vaut, en précision, les méthodes précédentes.

La seule méthode qu'il me fût possible d'employer, ici comme auparavant, était la méthode à la liqueur cupropotas-

(1) Voir notamment : Brachin. *Thèse de Pharmacie*, Paris, 1904, p. 9 ; Giaja. *Loc. cit.*, p. 131 ; Laborde. *Loc. cit.*, p. 47.

sique. C'est par ce procédé qu'ont été obtenus les résultats ci-dessous relatifs à deux cultures sur lactose :

Culture I

Intervalle des dosages :	Cuivre réduit par cc. Avant inversion :	Après inversion :
Dosage initial	32 mg.	48 mg.
Après 6 jours	30 —	43 —
— 8 —	23 —	32 —

Culture II

Intervalle des dosages :	Avant inversion :	Après inversion :
Dosage initial	48 —	70 —
Après 6 jours	46 —	67 —
— 8 —	40 —	56 —

Il n'y a pas intérêt à poursuivre plus longtemps l'examen du liquide, les dosages perdant rapidement de leur précision lorsque la concentration en sucre diminue.

Il existe donc toujours une différence notable entre la quantité de cuivre trouvée avant inversion et celle trouvée après. D'ailleurs, le rapport des poids de cuivre trouvés après et avant inversion reste sensiblement le même pour tous les dosages, ce qui conduit à penser que le lactose existe constamment seul dans le liquide de culture. S'il en est ainsi, passant, par le calcul, du cuivre au lactose, puis, du lactose au mélange de glucose et de galactose qui résulterait théoriquement de l'hydrolyse du lactose, on devrait trouver des chiffres se rapprochant des résultats fournis par l'expérience ; c'est, en fait, ce que l'on constate, comme le montrent les tableaux suivants:

Culture I

Intervalle des dosages :	Lactose anhydre par cc. :	Glucose + Galactose : calculés	trouvés.
Dosage initial	23 mg.	24,1	24,5
Après 6 jours	21 —	22	22
— 8 —	16 —	16,8	16,5

Culture II

Intervalle des dosages :	Lactose anhydre par cc. :	Glucose + Galactose : calculés	trouvés.
Dosage initial	35 —	36,7	36,5
Après 6 jours	33 —	34,6	34,5
— 8 —	28 —	29,4	28

Les produits de l'hydrolyse du lactose sont donc constamment absents du liquide de culture. C'est là un fait fréquem-

ment observé dans les cultures de divers organismes sur lactose : l'*Eurotiopsis Gayoni*, le *Bacillus coli* cultivé par Brachin, les Levures de lactose désignées par Kayser sous les lettres *b* et *c*, se conduisent, à cet égard, de la même manière que le *Botrytis cinerea*.

Les cultures de *Botrytis* sur lactose réalisent donc le type des cultures sur maltose. Pour le lactose comme pour le maltose, il est permis de se poser la question de savoir s'il est assimilé directement ou après hydrolyse.

En raison de la solubilité, à chaud, des osazones du glucose et du galactose dans la lactosazone, je n'ai pas tenté de caractériser le glucose et le galactose à l'intérieur des filaments mycéliens; ces sucres, s'ils prennent naissance dans le mycélium, ne s'y trouvent qu'en très faible quantité et disparaissent par consommation, au fur et à mesure de leur mise en liberté.

Activité diastasique du liquide de culture. — A quelque moment qu'on examine le liquide des cultures, on le trouve inactif vis-à-vis du sucre de lait. La lactase, si elle existe à l'intérieur des cellules, est donc extrêmement peu diffusible.

CULTURES SUR TRÉHALOSE

Le tréhalose est extrêmement répandu parmi les Champignons ; on le trouve non seulement chez les Basidiomycètes, mais également chez plusieurs moisissures et même chez les Myxomycètes.

L'étude de l'utilisation de ce sucre présente donc un intérêt pratique considérable.

On sait qu'un grand nombre de Levures jouissent de la propriété d'hydrolyser le tréhalose ; souvent aussi les Bactéries ont ce pouvoir.

Parmi les moisissures, deux organismes ont été surtout étudiés en vue de résoudre le problème de l'assimilation du tréhalose : l'*Eurotiopsis Gayoni* et le *Monilia sitophila*.

D'après Laborde (1), l'*Eurotiopsis* se développe très bien sur

(1) Laborde. *Loc. cit.* p. 52.

liquide Raulin pourvu de tréhalose, surtout si l'on diminue l'acidité ordinaire du milieu nutritif. Au cours du développement de la moisissure, le liquide de culture devient réducteur, le glucose résultant de l'hydrolyse du tréhalose apparaît donc dans le milieu ; celui-ci, du reste, est capable de provoquer, en dehors de la vie de la plante, le dédoublement du tréhalose.

Les résultats obtenus par Went (1) avec le *Monilia sitophila* sont conformes aux précédents en ce sens que le liquide de culture devient réducteur ; ils en diffèrent toutefois pour ce qui est de la présence de tréhalase à l'intérieur du milieu nutritif ; en effet, ce liquide ne possède à aucun moment le pouvoir d'hydrolyser le tréhalose.

En cultivant le *Botrytis cinerea* sur tréhalose, je suis arrivé à des conclusions plus éloignées encore de celles de Laborde.

La technique des cultures et des stérilisations en particulier, est identique à celle que j'ai suivie pour les cultures sur maltose et sur lactose. J'ai employé constamment le liquide Raulin ordinaire sans faire varier son acidité, afin de pouvoir comparer les résultats obtenus avec les différents sucres.

Les spores fraîches de *Botrytis*, déposées sur le milieu nutritif, germent avec lenteur ; il se forme cependant, en surface, une pellicule hyaline qui s'épaissit peu à peu ; mais le développement est très ralenti si on le compare au développement obtenu dans une culture parallèle sur saccharose.

J'ai suivi comme à l'ordinaire, au moyen des dosages à la liqueur cupropotassique, les transformations successives du sucre au cours de la végétation. Les indications fournies par les dosages avant et après (2) inversion sont consignées dans le tableau suivant :

Intervalle des dosages :	Cuivre réduit par cc. Avant inversion :	Après inversion :
Dosage initial	0 mg.	80 mg.
Après 7 jours	0 —	78 —
— 9 —	0 —	75 —
— 13 —	0 —	65 —
— 18 —	0 —	52 —

Le tréhalose est donc consommé avec une extrême lenteur.

(1) Went. *Loc. cit.*, p. 639.

(2) L'inversion était effectuée au bain-marie bouillant, en présence d'acide sulfurique à 6 p. 100. On prolongeait la chauffe pendant trois heures.

D'autre part, jamais le liquide nutritif ne renferme trace de glucose ; c'est la preuve de l'absence rigoureuse, dans ce liquide, d'un enzyme hydrolysant le tréhalose.

En conséquence, les cultures seules sont incapables de nous renseigner sur l'assimilation directe ou indirecte du tréhalose par le *Botrytis* ; elles nous apprennent uniquement que si la tréhalase est élaborée par la Mucédinée, ce ferment est strictement endocellulaire.

*
* *

Il est donc possible de ramener à deux types toutes les cultures précédentes.

Les cultures sur saccharose et sur raffinose réalisent un premier type caractérisé par l'apparition dans le milieu nutritif des produits de dédoublement ainsi que d'une diastase capable de transformer le saccharose en sucre interverti et le raffinose en un mélange de lévulose et de mélibiose.

Au contraire, dans les cultures sur maltose, sur lactose, sur tréhalose et sur mélibiose, les produits de dédoublement, aussi bien que les enzymes correspondant à chacun de ces sucres, sont constamment absents du liquide de culture.

Ce dernier cas, pour ce qui est du *Botrytis cinerea*, se présente comme le plus général.

A s'en tenir au seul examen du liquide de culture il semble donc que la plupart des sucres utilisés par le *Botrytis* sont assimilés directement.

Nous verrons cependant, au chapitre suivant, qu'en réalité ces sucres, maltose, lactose, etc., subissent, à l'intérieur du mycélium, une hydrolyse préalable.

Et ceci démontre suffisamment la nécessité de joindre à l'étude des liquides de culture l'examen des mycéliums eux-mêmes.

CHAPITRE II

LIQUIDES FERMENTAIRES. — EXTRAITS MYCÉLIENS. — POUDRES FERMENTAIRES

Les liquides de culture sont généralement souillés d'un grand nombre d'impuretés : lorsqu'on les recueille, à la fin du cycle de la végétation, l'aliment hydrocarboné fait sans doute complètement défaut, mais une quantité notable de matières albuminoïdes s'est répandue dans le liquide, à la faveur du vieillissement des cellules ; de plus, il subsiste toujours à l'intérieur des milieux de culture une forte proportion de sels minéraux qui n'ont pas été absorbés par la plante. Toutes ces impuretés, tant à cause de leur présence même, qu'en raison des quantités variables qu'en contiennent les différentes cultures, constituent un obstacle à la réalisation d'expériences rigoureuses sur l'activité comparée des liquides de culture.

Il est donc nécessaire d'avoir des solutions fermentaires aussi exemptes que possible d'impuretés.

La méthode la plus simple pour obtenir ces liquides actifs est celle indiquée depuis longtemps par Duclaux. On arrête une culture au moment favorable, le plus souvent lorsque la végétation touche à sa fin, la perméabilité des membranes étant plus grande à ce moment. On siphone le liquide de culture, on lave avec de l'eau distillée et après un contact d'une heure, on remplace ces eaux de lavage par une nouvelle quantité d'eau distillée ; on abandonne la macération à température favorable pendant le temps voulu, parfois un jour ou deux. Le liquide préparé de la sorte est suffisamment exempt d'impuretés.

Cette méthode classique est évidemment susceptible de modifications innombrables : divers électrolytes peuvent être introduits dans l'eau d'extraction ; l'eau de macération peut être rendue acide ou alcaline ; on peut enfin substituer à l'eau distillée différents véhicules, chloroforme, glycérine, hydrate de chloral, etc.

Ce procédé, qui réussit le plus souvent avec les moisissures,

peut être insuffisant pour extraire certains ferments d'un organisme déterminé, soit que les membranes des diverses Mucédinées ou Levures possèdent une perméabilité variable, soit que les différentes diastases ne diffusent pas avec la même facilité au travers de ces membranes. Le *Monilia candida* Bonord., par exemple, traité par la méthode de Duclaux, n'abandonne pas trace d'invertine.

Force est alors de recourir à des procédés plus énergiques et de broyer le mycélium, soit au mortier, soit à la molette, en présence de poudre de verre ou d'émeri, avant de le mettre à macérer : on obtient ainsi un *extrait* contenant toutes les diastases du *liquide fermentaire*, et susceptible en outre d'en renfermer d'autres qui, en raison de leur faible diffusibilité, n'ont pu passer, avant broyage du mycélium, dans l'eau de macération. Pour reprendre l'exemple précédent, le *Monilia candida* après broyage des cellules livre sa sucrase à l'eau distillée.

Cette méthode est elle-même parfois impuissante à révéler, dans le mycélium, l'existence de certains ferments auxquels divers auteurs donnent le qualificatif d'*insolubles*. Il reste alors, comme dernière ressource, de s'adresser, pour la mise en évidence de ces ferments, au mycélium lui-même, amené, par la méthode de Bourquelot, à l'état de « poudre fermentaire ». Le procédé consiste à écraser les tissus et à les abandonner à la dessiccation, après épuisement à l'alcool, en ayant soin de ne pas atteindre la température de destruction du ferment.

J'expose, dans ce chapitre, ce qui concerne l'activité diastasique comparée des liquides fermentaires, des extraits mycéliens et des poudres fermentaires se rapportant aux mycéliums venus sur les différents sucres étudiés au chapitre précédent. J'étends, de plus, ces résultats à certains sucres, tels que le stachyose, le gentianose que je n'ai pu observer en cultures, en raison de la petite quantité de substance dont je disposais.

Cette étude est indispensable à bien des points de vue. Pour plusieurs sucres, maltose, lactose, mélibiose, l'examen des liquides de cultures ne conduit qu'à des renseignements purement négatifs au sujet des diastases qui peuvent entrer en jeu au cours de leur assimilation, les liquides de cultures ne renfermant ni les produits d'hydrolyse, ni les ferments cor-

respondant à ces sucres. Dans ce cas, seule, la recherche des propriétés actives du mycélium lui-même permet de savoir si les sucres en question sont assimilés directement ou après hydrolyse.

D'autre part, si l'intérêt primordial des études sur les diastases résulte de la démonstration de ce fait que les dédoublements opérés par un organisme peuvent être répétés en dehors de lui au moyen de solutions diastasiques, il n'est pas évident que *tous* les dédoublements dont un organisme est le siège puissent être reproduits, avec la même facilité du moins, par les liquides diastasiques. Je montrerai, par exemple, que la maltase et la mélibiase du *Botrytis*, contrairement à l'invertine, ne passent qu'avec la plus grande difficulté dans les différents véhicules de macération.

Embrassant ainsi, par une vue d'ensemble, ce qui a rapport aux transformations des sucres à l'intérieur des milieux de culture, à l'activité fermentaire de ces milieux et à celle du mycélium, on pourra peut-être grouper autour d'un très petit nombre de types les différentes diastases étudiées.

SACCHAROSE

1° *Liquide fermentaire.* — Généralement les moisissures et les Levures mises à macérer dans l'eau abandonnent, avec la plus grande facilité, la sucrase qu'elles renferment.

Il existe toutefois un certain nombre d'exceptions : j'ai cité déjà le cas du *Monilia candida* ; Duclaux (1) signale plusieurs Levures qui se conduisent de la même façon.

Chaque fois qu'un organisme, au cours de son développement, laisse diffuser, dans le milieu de culture, une diastase quelconque, il faut s'attendre à obtenir aisément, par simple macération aqueuse, une solution très active de cette diastase.

Le liquide fermentaire de *Botrytis cinerea*, sans être aussi riche en invertine que la macération de *Sterigmatocystis nigra*, hydrolyse cependant le saccharose avec assez de rapidité comme le prouve l'expérience suivante.

(1) Duclaux. *Microbiologie*, t. II, p. 498.

On prépare le liquide fermentaire en s'adressant à un mycélium cultivé sur saccharose et parvenu à la fin de son développement ; on soumet à l'ébullition une partie du liquide et l'on ajoute aux liqueurs, bouillies ou non, une même solution de saccharose ; on place les matras d'expérience à l'étuve à 37° pendant 24 heures, après quoi on dose, sur un centimètre cube, le liquide de chaque matras. Voici les résultats exprimés en cuivre :

	Cuivre par cc.	
	Avant inversion :	Après inversion :
Matras non bouilli...............	90 mg.	94 mg.
Matras bouilli................	10 —	95 —

L'inversion est donc pratiquement complète dans les matras à liquide fermentaire non bouilli.

Pour me rendre compte de la diffusibilité de la sucrase aux divers stades de la culture, j'ai répété l'expérience précédente avec des myréliums d'âge différent. J'ai préparé le liquide fermentaire en m'adressant parallèlement à un mycélium jeune, encore à l'état de pellicule blanche, pris au moment où il hydrolyse le saccharose de la culture, et à un mycélium parvenu à la fin de son développement. On obtient, dans les deux cas, un macéré très actif sur le saccharose.

Ces faits jettent une certaine lumière sur les phénomènes qui accompagnent l'inversion du saccharose dans les cultures. Si, en effet, l'invertine apparaît en si petite quantité dans le liquide nutritif, au moment où s'effectue le dédoublement du saccharose, la raison n'en doit pas être cherchée dans la pauvreté en sucrase du mycélium jeune, puisque ce mycélium est capable de donner des liquides fermentaires très actifs, mais bien plutôt dans les obstacles qu'opposent les membranes de ce mycélium au passage du ferment. Ce n'est là, du reste, qu'une vérification de plus d'une donnée devenue classique depuis les travaux de Fernbach sur le *Sterigmatocystis nigra*.

Ainsi que l'a montré Holderer, on augmente beaucoup la teneur en sucrase du liquide fermentaire en alcalinisant l'eau de macération. Dans ses recherches relatives à la filtration des diastases, l'auteur, admettant la nature colloïdale des ferments et s'appuyant sur ce fait d'expérience que la grosseur

des micelles d'un colloïde est fonction de la réaction du milieu, a établi, pour diverses solutions diastasiques, que leur activité, après filtration à travers une bougie Chamberland, n'est pas diminuée si la solution est neutre à la phtaléine, tandis qu'elle subit un affaiblissement considérable en solution neutre au méthylorange.

Si l'on applique ces résultats à l'extraction des diastases, étant donné un mycélium mis à macérer dans de l'eau distillée, les ferments doivent passer plus facilement au travers des parois cellulaires si le liquide de macération est rendu alcalin. C'est, de fait, ce que constate Holderer sur les diastases du liquide fermentaire du *Sterigmatocystis nigra* (1).

Bourquelot (2), donnant la technique des liquides fermentaires, avait signalé depuis longtemps ce fait, que la première eau de macération jouit d'une activité restreinte, tandis que la seconde est, au contraire, très active ; il insinue que l'acidité de la première macération, due au liquide de culture qui reste, après décantation, adhérent au mycélium et aux parois du matras, pourrait bien donner la raison de cette faible diffusion des ferments dans la première eau de macération.

J'ai répété, sur l'invertine du liquide fermentaire de *Botrytis*, les expériences de Holderer. On prépare trois macérations ainsi composées :

I	Mycélium frais	15 gr.	II	Mycélium frais	15 gr.
	$HCl \frac{n}{10}$	10 cc.		PO^4Na^3 à 5 p. 100	5 cc.
	H^2O	30 —		H^2O	35 —

III	Mycélium frais	15 gr.
	H^2O	40 cc.

Après un séjour de 24 heures à l'étuve à 26°, on filtre les liquides de macération, on sature de la façon convenable et on amène les trois solutions exactement au même volume. On dispose alors trois séries de matras jaugés à 10 centimètres cubes en introduisant dans chacun 8 centimètres cubes de macéré et 2 centimètres cubes d'une solution de saccharose. Cette solution renferme, pour 100 centimètres cubes, 20 grammes

(1) Holderer. *C. R.*, CXLIX, p. 1153, décembre 1909; *C. R.*, p. 285, janvier 1910; *C. R.*, p. 790, mars 1910.
(2) Bourquelot. *Bull. Soc. Myc.*, t. IX, 1893.

de saccharose, 2 grammes d'acide acétique cristallisable et des traces d'acétate de soude destinées à remplacer par de l'acide acétique les traces éventuelles d'acide chlorhydrique. On place les matras à l'étuve à 36° durant une heure, on arrête ensuite l'hydrolyse par l'addition d'une goutte de soude, puis on dose immédiatement le liquide total des matras. On trouve pour le cuivre réduit :

Macération alcaline	44 mg.
— neutre	29 —
— acide	26 —

Le macéré obtenu en milieu alcalin est donc, toutes choses égales d'ailleurs, sensiblement plus actif que les deux autres obtenus en milieu neutre et en milieu acide.

2° *Extrait mycélien.* — L'invertine du *Botrytis* s'obtenant avec la plus grande facilité par la méthode des liquides fermentaires, il était inutile de recourir au procédé plus compliqué des extraits mycéliens. Je me suis borné à constater que l'extrait obtenu après broyage se montre très actif vis-à-vis du saccharose, sans essayer d'établir de comparaison entre l'efficacité de l'extrait et celle du liquide fermentaire : les substances étrangères, albuminoïdes, hydrates de carbone, sels minéraux, dont est chargé l'extrait rendant cette comparaison impossible.

3° *Poudre fermentaire.* — La poudre fermentaire dédouble très rapidement le saccharose. Je n'ai eu recours au mycélium pulvérisé que dans un seul cas, pour comparer l'activité de la pellicule mycélienne à ses débuts et de la toile mycélienne âgée. Après avoir desséché et pulvérisé les mycéliums, j'ai fait agir, sur la même solution de saccharose, un même poids de mycélium jeune et de mycélium âgé. Les dosages établissent que le mycélium jeune est plus actif que le mycélium âgé et que par conséquent sa teneur en sucrase est supérieure à celle de la toile mycélienne vieillie. C'est encore un résultat classique et qui confirme, relativement à la diffusion de la sucrase aux diverses phases de la culture, les remarques que j'ai formulées précédemment.

MALTOSE

J'ai montré, au chapitre précédent, que l'étude des cultures ne fournit aucun renseignement sur l'existence, à l'intérieur des filaments de *Botrytis*, d'un ferment hydrolysant le maltose. C'est en pareil cas surtout qu'il est nécessaire de recourir aux divers procédés d'extraction actuellement en usage. Afin de rendre les résultats aussi comparables que possible, je me suis constamment servi, dans les expériences qui suivent, d'une solution de maltose renfermant, pour 100 centimètres cubes, 5 grammes de maltose pur à une molécule d'eau, $0^{gr},05$ d'acide acétique cristallisable et des traces d'acétate de soude.

J'ai employé, comme antiseptique, le fluorure de sodium à 1 p. 100 ou le toluène.

1° *Liquide fermentaire.* — Le liquide fermentaire préparé avec le mycélium de *Botrytis* venu sur maltose se montre complètement dépourvu d'activité vis-à-vis du maltose.

Pour l'établir, on prépare les mélanges suivants :

I	Liquide fermentaire non bouilli	10 cc.
	Solution de maltose	—
II	Liquide fermentaire bouilli	10 cc.
	Solution de maltose	—

On abandonne les matras à l'étuve à 36-37° durant 5 jours, après quoi on effectue les dosages ; voici les résultats :

I.	Cuivre réduit	54 mg.
II.	—	55 —

Il n'y a donc eu aucune hydrolyse, ce qui prouve l'absence totale de maltase dans l'eau de macération. Par conséquent, l'expérience classique du liquide fermentaire est, elle aussi, impuissante à nous renseigner sur l'existence de la maltase à l'intérieur des filaments.

On se sert fréquemment, pour extraire certaines diastases, de solutions étendues de sel marin. On emploie même parfois des solutions salines concentrées, dans le but de dissoudre le moins possible de substances protéiques et d'obtenir ainsi un liquide diastasique plus pur.

J'ai fait usage d'une solution de NaCl à 10 p. 1000. Le mycélium, broyé avec de la ponce, a été mis à macérer dans cette solution, pendant 7 heures. Le liquide filtré, additionné de maltose et placé à l'étuve à 35° pendant 3 jours n'a produit aucune hydrolyse du maltose, ainsi que le prouvent les dosages suivants :

Matras non bouilli........................	55 mg. de cuivre par 1 cc.
Matras bouilli..........................	52 — —

Il est difficile d'invoquer une action retardatrice de NaCl sur la maltase, Huerre (1) a montré, en effet, qu'à la dose de 1 p. 100, NaCl n'exerce pas d'action nuisible sur la maltase du Sarrasin.

L'insuccès est le même lorsqu'on remplace le chlorure par le fluorure de sodium. Le mycélium est resté pendant deux jours en contact avec une solution de NaF à 10 p. 1000. On obtient un liquide fermentaire légèrement coloré en jaune, actif vis-à-vis du saccharose et du raffinose, mais inefficace sur le maltose.

Je me suis adressé aussi à l'eau chloroformée comme liquide d'extraction. Le mycélium, grossièrement broyé, est mis à macérer à l'étuve à 26°, pendant 36 heures, dans l'eau distillée, saturée de chloroforme; après quoi on filtre. On prépare, comme à l'ordinaire, 2 séries de matras à hydrolyse; on laisse à l'étuve à 36° pendant 5 jours; après ce temps on dose sur 1 centimètre cube (2).

Matras bouilli........................	58 mg de cuivre.
Matras non bouilli..................	—

L'hydrolyse du maltose par l'extrait chloroformé est donc nulle après 5 jours de contact avec cet extrait.

Du reste, l'eau chloroformée paraît être, pour l'extraction de la maltase, un véhicule défectueux; Lintner et Kröber (3) ont montré, en effet, que la présence du chloroforme diminue no-

(1) Huerre. *Loc. cit.*, p. 114. Avant lui, Dubourg avait établi la même conclusion, relativement à la maltase de l'urine. On sait également, par les travaux de Bierry et Giaja, que le chlorure de sodium rend son activité au suc pancréatique devenu, par dialyse, incapable d'hydrolyser l'amidon et le maltose. Bierry et Giaja. *C. R.*, CXLIII, 1906, p. 302.

(2) Il faut avoir soin, dans ces opérations, d'éliminer complètement le chloroforme, ce dernier réduisant la liqueur de Fehling.

(3) Lintner et Kröber. *Berichte d. d. chem. Gesels.*, t. XXVIII, p. 1050, 1895.

tablement l'activité de la maltase de la Levure. Huerre (1) signale la même action retardatrice, moins accentuée cependant, du chloroforme sur la maltase du Sarrasin.

Je n'ai pas eu plus de succès avec l'extrait glycériné. Pour préparer cet extrait, on met à macérer dans la glycérine le mycélium préalablement broyé, on étend d'eau, on filtre et on dispose les matras d'expérience comme à l'ordinaire. Après 3 jours, on dose sur 1 centimètre cube :

Matras non bouilli................	58 mg. de cuivre.
— bouilli......................	55 —

Le maltose n'a donc subi à peu près aucun dédoublement.

J'ai dit, précédemment, que Holderer avait étendu à un grand nombre de diastases les résultats obtenus par lui, tout d'abord, avec l'invertine. J'espérais donc qu'en alcalinisant l'eau de macération je faciliterais la diffusion de la maltase au travers des membranes.

Dans ce but, j'ai entrepris les expériences qui suivent.

Le mycélium, grossièrement broyé, est mis à macérer pendant 3 heures à l'étuve à 27°, dans une solution de NaOH $\frac{n}{30}$; on filtre et on neutralise exactement avec HCl; on fait bouillir une partie du liquide pour détruire ses propriétés diastasiques et l'on prépare les mélanges suivants :

A { Liquide d'extraction bouilli.
Solution de maltose.

B { Liquide d'extraction non bouilli.
Solution de maltose.

Ces mélanges sont abandonnés pendant 6 jours à l'étuve à 36°; après quoi on effectue le dosage sur 1 centimètre cube.

A..................................	46 mg. de cuivre.
B..................................	45 —

J'ai répété l'expérience de différentes manières en augmentant ou diminuant le titre en soude du liquide d'extraction; en faisant varier le temps de macération; en m'adressant tantôt à des myséliums jeunes, tantôt à des mycéliums âgés. Jamais je n'ai pu obtenir un liquide fermentaire actif sur le maltose.

(1) Huerre. *Loc. cit.*, p. 88.

Holderer s'est aperçu, au cours de ses expériences sur la filtration des diastases, que l'émulsine d'amandes douces filtre beaucoup mieux en milieu neutre au méthylorange qu'en milieu neutre à la phtaléine, et que la pepsine peut même filtrer en milieu franchement acide (2 p. 1000 de HCl).

Mettant à profit ces observations, j'ai tenté l'extraction de la maltase en employant, comme véhicule, l'eau distillée légèrement acidulée par l'acide acétique. Les liquides fermentaires obtenus par ce procédé se montrent impuissants à hydrolyser le maltose.

En présence de ces tentatives infructueuses d'extraction, il y avait lieu de vérifier l'action de divers facteurs, notamment, de la réaction et de la température, sur le dédoublement du maltose.

Pour ce qui est des maltases d'origine végétale, Effront (1) admet que leur action est maxima en milieu faiblement acide; la dose d'acidité ne doit pas dépasser 2 millièmes de SO^4H^2.

Laborde (2), de son côté, a montré que l'addition ménagée d'acide acétique ou succinique active l'hydrolyse du maltose. Toutes différentes sont les conclusions de Huerre relatives aux maltases des différents Maïs : certaines espèces de Maïs fournissent une maltase dont le maximum d'activité s'exerce en milieu franchement alcalin; la maltase d'autres espèces, voisines cependant des premières, est plus efficace en réaction neutre ou légèrement acide.

En faisant varier la réaction du milieu par degrés insensibles, depuis l'alcalinité franche obtenue par deux gouttes de soude à 36° pour 10 centimètres cubes, jusqu'à réaction acide obtenue par 2 gouttes d'acide acétique cristallisable, on ne constate, pour les différentes doses d'acide ou d'alcali expérimentées, aucune hydrolyse du maltose sous l'action des liquides fermentaires de *Botrytis*.

Relativement à la température d'expérience, Laborde a fixé l'optimum de l'amylo-maltase à 60° pour le *Sterigmatocystis ni-*

(1) Effront. *Les Enzymes*, p. 225.
(2) Laborde. *Ann. Institut Pasteur*, janvier 1897, p. 33.
(3) Huerre. *Loc. cit.*, p. 58.

gra, à 45° pour le *Penicillium crustaceum*, à 50° pour l'*Eurotiopsis Gayoni* (1). Morris donne 50-55° pour l'optimum de la maltase du Maïs, tandis que Geduld trouve 57-60°. Huerre a établi que l'optimum de la maltase du Maïs varie avec les différentes espèces : certains Maïs possédant des maltases basses dont l'optimum est situé vers 40° et qui agissent encore à 0°, d'autres possédant des maltases hautes qui n'agissent qu'à partir de 20° et dont l'optimum est placé vers 60° (2).

Afin de vérifier que la température de 35°, à laquelle j'opérais, n'était pas responsable des insuccès précédents, j'ai expérimenté diverses températures, réparties entre 30 et 55°. Pour toutes ces températures, les liquides fermentaires de *Botrytis* sont constamment restés inactifs à l'égard du maltose,

L'échec de mes tentatives d'extraction n'était donc pas attribuable à la technique adoptée pour caractériser la maltase dans les liquides fermentaires.

2° *Extraits mycéliens.* — Tous ces insuccès pouvaient tenir aux difficultés insurmontables que rencontrerait la maltase dans le passage à travers la membrane des filaments. Il y aurait là quelque chose d'analogue à ce qui se passe pour la sucrase du *Monilia candida*. Il ne faut pas exagérer cette résistance opposée par la membrane; en effet, lorsque les mycéliums sont âgés, une grande quantité de matières albuminoïdes ou gommeuses se répandent dans le liquide de macération, et ces substances rendent le liquide d'autant plus visqueux que la culture est plus âgée.

Toutefois, pour dissiper ce doute, j'ai pratiqué les extractions précédentes sur des mycéliums préalablement broyés au mortier avec de la poudre de verre, de la poudre d'émeri, de la pierre ponce, du tripoli, etc...

Il est vrai que ce procédé ne réussit pas à ouvrir toutes les cellules; on se rend compte cependant, à l'examen microscopique, qu'un grand nombre de cellules sont endommagées; du reste, H. Will (3), qui a fait l'observation sur la Levure, a constaté qu'après un broyage énergique 31 p. 100 seulement

(1) Laborde. *Loc. cit.*, p. 79.
(2) Huerre. *Loc. cit.*, p. 33.
(3) H. Will, cité par Duclaux. *Microbiologie*, t. II, p. 554.

des cellules de Levure demeurent intactes, et pourtant ces cellules présentent un diamètre très petit et une élasticité qui n'appartient pas aux filaments mycéliens.

Quoi qu'il en soit, en répétant sur ces bouillies mycéliennes les mêmes tentatives d'extraction que précédemment dans la préparation des liquides fermentaires, je n'ai pas obtenu de liquide franchement actif sur le maltose. Parfois les dosages après inversion donnent pour le cuivre un chiffre supérieur de quelques milligrammes au chiffre trouvé avant inversion, mais dans aucun cas, si longtemps que l'expérience ait été prolongée, je n'ai vu l'extrait mycélien déterminer l'hydrolyse totale du maltose.

3° *Poudre fermentaire.* — L'absence de glucose dans le liquide des cultures sur maltose, l'inactivité de ce liquide de culture vis-à-vis du maltose, l'impossibilité d'obtenir, par les procédés ordinaires d'extraction, une macération capable d'hydrolyser le maltose, sembleraient, à s'en tenir à la notion courante des ferments solubles, mettre en doute, dans le cas du *Botrytis cinerea*, l'hydrolyse du maltose préalable à son assimilation, fait établi par Bourquelot (1) dès 1886, tant pour le liquide intestinal que pour le *Sterigmatocystis nigra* et le *Penicillium crustaceum*.

Cependant, il existe à l'intérieur des filaments de *Botrytis* un principe susceptible d'hydrolyser le maltose. En effet, si l'on recueille le mycélium, qu'on le dessèche, qu'on le pulvérise et qu'on le mette en présence d'une solution de maltose antiseptisée par le toluène ou NaF, le sucre est à peu près complètement hydrolysé après 2 jours à l'étuve à 35°.

Je donne le détail de l'une de ces expériences. On prépare les trois mélanges suivants :

I { Poudre mycélienne. Solution de maltose.

II { Poudre mycélienne passée à l'autoclave. Solution de maltose.

III { Poudre mycélienne. Eau distillée.

Après deux jours de contact, à l'étuve à 36°, on effectue sur un centimètre cube les dosages avant et après inversion ; on trouve :

(1) Bourquelot. Recherches sur les propriétés physiologiques du maltose. *Journ. de l'Anatomie et de la Physiologie*, 1886, p. 189.

I	Avant inversion	95 mg. de cuivre.	
	Après —	100 —	—
II	Avant —	56 —	—
	Après —	100 —	—
III	Avant —	traces	—
	Après —	traces	—

L'hydrolyse est donc pratiquement complète dans les matras de la série I.

Les mycéliums donnent cette réaction à toutes les époques de la végétation; je l'ai obtenue aussi bien avec la pellicule blanche recueillie au début des cultures qu'avec des toiles mycéliennes âgées de plusieurs semaines.

C'est bien à la présence d'une diastase que la poudre mycélienne doit la propriété d'hydrolyser le maltose. En effet, si l'on fait subir au mycélium un traitement préalable à l'autoclave à 130° durant une heure, il devient incapable d'opérer le moindre dédoublement. De plus, en faisant agir sur le maltose une poudre ayant servi déjà pour une première hydrolyse, on observe un nouveau dédoublement, ce dernier toutefois, moins accentué que le premier. Enfin, on ne peut alléguer une solubilité de la maltase dans l'eau, à la température de 36° où l'on opère, car le liquide filtré, mis en présence d'une solution de maltose, est complètement incapable de l'hydrolyser.

Il nous est possible, désormais, de résoudre le problème de l'assimilation directe ou indirecte du maltose par le *Botrytis cinerea*. Puisqu'il existe, dans le mycélium, un principe actif vis-à-vis du maltose, ce ferment doit exercer son pouvoir hydrolysant au cours du développement de la moisissure; grâce à cette diastase, le maltose qui a pénétré dans les cellules s'y transforme en deux molécules de glucose directement assimilé par l'organisme. La question se trouve ainsi jugée dans le même sens que Bourquelot l'a résolue, il y a plus de vingt ans, pour le *Sterigmatocystis nigra*.

Pourquoi le glucose, mis en liberté à l'intérieur des cellules, ne se répand-il pas dans le liquide de culture?

C'est évidemment qu'il n'est produit qu'à très petites doses qui disparaissent, au fur et à mesure, utilisées par la moisissure. Mais cette production très restreinte de glucose ne peut tenir qu'à la faible activité de la maltase différenciée par les

cellules. J'ai pu me rendre compte qu'en effet la maltase est très peu abondante dans le mycélium si l'on prend comme terme de comparaison la teneur en invertine de ce même mycélium. On prend 500 milligrammes de poudre mycélienne, on les met en présence d'une solution renfermant 250 milligrammes de maltose; en deux ou trois jours, l'hydrolyse est complète. On recueille la poudre fermentaire et, après lavage à l'eau distillée, on la fait agir sur une nouvelle solution de maltose; cette seconde hydrolyse est déjà beaucoup plus lente; une troisième tentative reste complètement infructueuse. Au contraire, en opérant dans les mêmes conditions sur le saccharose, on dédouble rapidement une quantité de sucre bien supérieure au poids du mycélium employé. L'expérience qui suit n'est pas moins significative. Je prépare deux matras de culture renfermant, pour 250 centimètres cubes de liquide, l'un $12^{gr},5$ de saccharose, l'autre $12^{gr},5$ de maltose. J'introduis dans le matras à maltose le mycélium jeune, préalablement desséché et pulvérisé, provenant d'une culture antérieure sur maltose, et parallèlement, dans le matras à saccharose, un même poids d'une poudre fermentaire préparée à partir d'un mycélium jeune venu sur saccharose. L'hydrolyse est bientôt terminée dans le matras à saccharose, elle est lente et incomplète dans le matras à maltose.

On peut donc affirmer que, par rapport à l'invertine, la maltase est produite, dans les cellules, en très petite quantité.

C'est là peut-être que réside la cause des insuccès qui signalent les tentatives d'extraction de la maltase. On pourrait alléguer aussi que la maltase est tellement fragile que les traitements infligés au mycélium, au cours de l'extraction, suffisent à l'altérer. Il est possible également de soutenir que la difficulté d'obtenir la maltase en solution tient principalement à l'adhérence très forte du ferment à la pulpe mycélienne : la maltase du *Botrytis* serait à rapprocher de ces ferments non diffusibles que certains auteurs ont qualifiés plus ou moins heureusement d'*insolubles*.

Cette notion de diastase insoluble n'est d'ailleurs pas nouvelle ainsi que le remarque Huerre (1); on connaît depuis longtemps

(1) Huerre. *Loc. cit.*, p. 140.

des exemples de ferments non diffusibles. Mais jusqu'à présent ces résultats qui pourraient bien modifier, par certains côtés, nos vues actuelles sur les diastases, n'ont peut-être pas reçu toute la considération qu'ils méritent : nous sommes habitués, en effet, à admettre qu'une diastase est, par définition, un ferment parfaitement *soluble* et diffusible, du type de l'invertine de Levure ou d'Aspergille.

Lorsqu'on parle de ferment insoluble, on fait totalement abstraction de l'imperméabilité des parois cellulaires ; une diastase qui ne sort pas des cellules qui la contiennent ne peut être dite insoluble si un simple broyage suffit à la mettre en liberté. Ainsi, par exemple, la sucrase du *Monilia candida* ne doit pas être comptée parmi les ferments insolubles puisqu'elle entre en solution après écrasement des cellules.

Il faut réserver, ainsi que l'a fait Huerre, le nom de diastases insolubles aux ferments n'entrant pas en solution mais susceptibles de transformer les corps spécifiques qui, à l'état dissous, sont ajoutés à la poudre fermentaire.

Les grains de Kéfyr, par exemple, ne cèdent à l'eau de macération que la sucrase sans trace de lactase ; desséchés et pulvérisés, ils sont capables d'hydrolyser le lactose (1).

L'émulsine de *Lichens* (2), l'émulsine de *Polyporus sulfureus* (3), refusent également d'entrer en solution et restent énergiquement fixées à la pulpe. Le cas du *Polyporus sulfureus* est particulièrement intéressant : à l'état frais, le champignon abandonne facilement son émulsine au liquide de macération ; lorsque la pulpe se dessèche, le ferment adhère aux tissus au point de ne pouvoir plus en être détaché.

La géase des racines de *Geum urbanum* (4), la tréhalase de *Russula Queletii* (5), sont pareillement insolubles.

Le Sarrasin renferme, comme l'a établi Huerre (6), une maltase insoluble. Si l'on suit, en effet, les variations de la maltase au cours de la germination, on constate que les macérés

(1) Duclaux. *Microbiologie*, t. II, p. 527.
(2) Hérissey. *Jour. de Pharm. et de Chimie*, t. VII, p. 577, 1898.
(3) Hérissey. *Thèse de Pharmacie*, Paris 1899, p. 73.
(4) Bourquelot. *Jour. de Pharm. et de Chimie*, t. XXI, p. 490, 1905.
(5) Bourquelot. *Jour. de Pharm. et de Chimie*, t. XXI, p. 505, 1905.
(6) Huerre. *Loc. cit.*, p. 137.

d'abord très actifs sur le maltose perdent peu à peu leur efficacité ; à partir du cinquième jour, ils deviennent totalement incapables d'hydrolyser le maltose mais la pulpe garde ce pouvoir. L'interprétation de ces faits est immédiate, les fruits de Sarrasin qui, dans les premiers jours de la germination, contenaient de la maltase soluble, ne possèdent plus, à partir du cinquième jour, que de la maltase insoluble et cette dernière ne provient pas exclusivement de l'insolubilisation de la maltase soluble, elle existe en effet, dans le fruit, dès avant germination.

On a même réussi, dans certains cas, à pénétrer le mécanisme de l'insolubilisation des ferments. Si l'on additionne de 1 gramme de tanin, comme l'a fait Hérissey, 30 centimètres cubes d'une solution d'émulsine à 0 gr. 25 p. 100, il se produit un précipité volumineux; ce précipité garde la propriété d'hydrolyser l'amygdaline; la liqueur filtrée, au contraire, est totalement inactive. Le tanin a donc insolubilisé l'émulsine.

De même, Brown et Morris ont montré, après Jentys, que lorsque les feuilles contiennent du tanin, ce dernier empêche la dissolution de l'amylase contenue dans les feuilles (1).

En tenant compte de ce que l'on sait actuellement sur la zymase alcoolique, il y aurait lieu de se demander, au sujet des diastases insolubles, si de très fortes pressions n'auraient pas pour résultat d'exprimer des cellules les enzymes qui se refusent à passer dans les liquides de macération.

Les auteurs n'ont généralement pas entrepris cette vérification et se bornent à comprendre, sous l'appellation de diastases insolubles, les ferments qui n'entrent pas en dissolution dans les conditions *ordinaires* d'épuisement des substances végétales, sans faire intervenir une pression supérieure à la pression normale.

Le résultat le plus intéressant qui ressort de ces études est la mise en évidence de deux catégories de diastases : les unes, facilement diffusibles, du type de l'invertine de Levure, les autres, fortement adhérentes aux contenus cellulaires, du type de l'émulsine de Lichens ou de la maltase de Sarrasin.

En réalisant artificiellement des conditions qui se rapprochent

(1) Duclaux. *Microbiologie*, t. II, p. 70.

suffisamment des conditions naturelles, Victor Henri (1) a pu établir, relativement aux diastases endocellulaires, les deux conclusions suivantes :

1° La température influe beaucoup moins sur la vitesse d'inversion lorsque le ferment n'est pas diffusible que dans le cas où il se répand dans le liquide.

2° Avec les enzymes endocellulaires, la vitesse d'inversion est proportionnelle à la concentration, pour des concentrations qui, d'ordinaire, sont sans influence sur cette vitesse d'inversion.

J'ai vérifié ces deux conclusions sur la poudre fermentaire de *Botrytis*.

1° Les températures étaient respectivement 31°, 38°, 52°. Les matras dans lesquels on suivait l'hydrolyse renfermaient chacun 400 milligrammes de poudre fermentaire, 5 centimètres cubes de la solution de maltose, et 5 centimètres cubes d'eau antiseptisée par le toluène. Après 40 heures, on dosait sur 2 centimètres cubes :

Matras à 30°	87 mg.	de cuivre	
— à 38°	87	—	—
— à 52°	80	—	—

Pendant le même temps, les matras à poudre fermentaire préalablement passée à l'autoclave n'offrent pas trace d'hydrolyse ; au contraire, le dédoublement du maltose n'est pas loin d'être total dans les matras à poudre fermentaire active.

On voit par les chiffres qui précèdent qu'une différence de 22°, dans la température, n'a déterminé qu'une variation très faible dans l'activité de la poudre fermentaire. Huerre a obtenu des résultats analogues en opérant sur la maltase insoluble du Sarrasin.

2° En ce qui concerne l'influence de la concentration sur la vitesse d'hydrolyse, Mlle Philoche a établi que, pour des solutions de maltose variant de 2 à 8 p. 100, les quantités absolues de maltose hydrolysé au bout d'un certain temps, par une même quantité de diastase, sont sensiblement identiques (2). Cette loi ne se vérifie pas lorsqu'on prend comme source de

(1) Victor Henri. *C. R.*, CXLII, p. 97, janvier 1906.
(2) Mlle Philoche. *Thèse de doctorat ès sciences*, Paris, 1908, p. 29.

maltase le mycélium de *Botrytis* : les quantités absolues de glucose formé après le même temps augmentent, dans ce cas, avec la concentration. Voici le détail de l'expérience :

Dans les matras à hydrolyse, j'introduis le même poids de mycélium haché en menus morceaux ; cette poudre grossière avait été lessivée sur filtre Büchner afin de la débarrasser, autant que possible, des substances réductrices provenant du liquide de culture ; elle hydrolysait d'ailleurs, lentement comme à l'ordinaire, le maltose. Le sucre était présent dans les matras aux doses suivantes :

I................................	Maltose 2,4 p. 100
II................................	— 3,3 —
III................................	— 6,6 —

L'antiseptique était le toluène à 1 p. 100, la température d'expérience 37°. Après 30 heures, on effectue les dosages.

Les quantités absolues de maltose anhydre hydrolysé dans chaque matras sont, pour 2 centimètres cubes :

I................................	33 mg. sur 45
II................................	44 — — 62
III................................	68 — — 120

Entre 2 et 6 p. 100, la vitesse d'hydrolyse du maltose par la poudre fermentaire augmente donc avec la concentration.

A la suite de ces recherches sur l'invertine et la maltase, il est plus facile de comprendre le mode d'utilisation si différent du saccharose et du maltose par le *Botrytis cinerea*. Entre la sucrase et la maltase de cette moisissure, il existe deux divergences essentielles :

1° L'invertine diffuse avec la plus grande facilité ; la maltase est un enzyme strictement endocellulaire.

2° La sucrase est sécrétée en abondance, tandis que les doses de maltase présentes dans le mycélium restent toujours très faibles.

En raison de la richesse du mycélium en invertine et de la diffusibilité de ce ferment, le saccharose subit, dans les cultures, une hydrolyse rapide et le milieu nutritif s'enrichit progressivement en sucre interverti. Les propriétés inverses de la maltase entraînent, comme conséquence, l'hydrolyse lente du

maltose et l'absence des produits d'inversion à l'intérieur du liquide de culture.

L'invertine et la maltase du *Botrytis* représentent donc deux types de ferments entièrement irréductibles dont les propriétés déterminent l'aspect différent des cultures sur saccharose et sur maltose. Peut-être sera-t-il possible de rapprocher, avec plus ou moins de rigueur, de l'un ou l'autre de ces deux types, les diastases dont l'étude suit.

RAFFINOSE

Les cultures sur raffinose nous ont appris qu'au début du développement de la moisissure ce sucre subit rapidement l'hydrolyse faible, caractérisée par l'apparition, dans le milieu nutritif, d'un mélange de lévulose et de mélibiose. Dans la suite, le lévulose disparaît plus rapidement que le mélibiose, et ce dernier, resté à peu près seul, est utilisé à la façon du maltose, c'est-à-dire que les produits de l'hydrolyse sont toujours absents du liquide de culture.

Ces résultats suggèrent l'idée que deux ferments distincts interviennent au cours d'une culture sur raffinose : l'un, analogue à l'invertine, l'autre se rapprochant de la maltase.

L'étude des propriétés actives du liquide de culture donne raison, en partie, à cette conclusion ; la raffino-lévulase, comme l'invertine, diffuse, en effet, dans le milieu nutritif, tandis que la mélibiase, se rapprochant en cela de la maltase, y fait constamment défaut.

Seule, l'étude comparée du liquide fermentaire, de l'extrait mycélien et de la poudre fermentaire peut résoudre avec rigueur le problème de ces analogies. Si la raffino-lévulase est un ferment voisin de l'invertine, à plus forte raison si elle lui est identique, elle passera avec autant de facilité que l'invertine dans le liquide fermentaire. De même, on ne pourra rapprocher la mélibiase de la maltase que si le liquide fermentaire et l'extrait mycélien se montrent sans action sur le mélibiose, la poudre fermentaire étant seule capable de déterminer l'hydrolyse complète du raffinose.

On a essayé déjà sur le raffinose l'action d'un grand nombre de liquides organiques. Bourquelot (1), tout d'abord, s'est adressé au liquide fermentaire du *Sterigmatocystis nigra*. Mettant en présence 25 centimètres cubes de solution de raffinose à 2 p. 100 et 25 centimètres cubes de liquide fermentaire, il constatait qu'après sept jours, le pouvoir rotatoire passait de + 103°12′ à + 50°, c'est-à-dire que l'hydrolyse était poussée un peu plus loin que le stade inversion faible. L'action, remarque l'auteur, est très lente, surtout à la fin, « sans doute en raison de la quantité très faible de ferment soluble ». Fischer a montré que l'émulsine d'amandes achève l'hydrolyse du raffinose commencée par la levure haute.

Le liquide fermentaire de *Penicillium crustaceum* agit très lentement sur le raffinose : si l'on se reporte aux expériences de Gillot, le pouvoir rotatoire d'une solution de raffinose dans le liquide fermentaire serait tombé, après vingt-six jours, de + 104° à + 73° ; le stade inversion faible est donc très loin d'être atteint, puisque ce stade est caractérisé par un pouvoir rotatoire égal à + 53°.

Au contraire, dans les cultures de *Penicillium* sur raffinose, d'après le même auteur, l'hydrolyse est à peu près terminée dès le second jour. Les résultats obtenus dans les cultures sont donc très différents de ceux auxquels on arrive par l'étude du liquide fermentaire. Il semblerait pourtant que plus l'hydrolyse d'une substance est rapide dans les cultures, plus abondante est la diastase qui détermine cette hydrolyse.

Il est vrai que l'action du liquide fermentaire sur le raffinose a été suivie au polarimètre, tandis que les transformations du sucre au cours des cultures étaient observées au moyen des dosages à la liqueur cupropotassique, avant et après traitement par HCl étendu ; vraisemblablement, comme je l'ai montré, l'auteur ne prolongeait pas l'action de l'acide au delà du stade inversion faible du raffinose.

On s'est adressé également à des macérations d'origine animale ; les résultats ont été généralement négatifs ; ainsi en a-t-il été des essais de Pautz et Vogel (2) avec l'intestin

(1) Bourquelot : Sur l'hydrolyse du raffinose par les ferments solubles. *Journ. de Pharm. et de Chimie*, 3. [6], p. 390, 1896.
(2) Pautz et Vogel. *Zeitschr. für Biologie*, XXXII, p. 304, 1895.

grêle de chien, de Fischer et Niebel (1) avec la muqueuse intestinale du cheval et d'un grand nombre d'autres animaux.

Cependant Strauss (2), en 1909, a signalé le dédoublement du raffinose par des extraits d'insectes. Enfin, plus récemment encore, Giaja (3) a fait l'étude détaillée des ferments du raffinose chez les Mollusques et les Crustacés ; d'après cet auteur, le suc digestif d'*Arion*, de même que celui d'*Helix* et celui d'*Astacus*, dédoublent le raffinose ; cette hydrolyse est rapide jusqu'au stade lévulose-mélibiose, après quoi le mélibiose est probablement attaqué à son tour, mais plus lentement ; au contraire, les Mollusques marins (*Aplysia*) et les Crustacés marins ne possèdent pas de ferment actif sur le raffinose.

Je vais étudier successivement l'action, sur le raffinose, du liquide fermentaire, de l'extrait mycélien et de la poudre fermentaire de *Botrytis cinerea*.

1° *Liquide fermentaire.* — Ce liquide se révèle très actif sur le raffinose aussi bien que sur le saccharose ; mais l'hydrolyse du raffinose s'arrête constamment au stade inversion faible. Le liquide fermentaire, comme le liquide de culture, ne renferme pas de mélibiase. Il était donc nécessaire, pour essayer de mettre en évidence ce ferment, de recourir à l'étude des extraits mycéliens.

2° *Extrait mycélien.* — Le mycélium de plusieurs cultures arrivées à la fin de leur développement est mis à digérer, après broyage au mortier, dans l'eau distillée, on filtre, on fait bouillir une partie du liquide ; on prépare alors deux matras renfermant chacun 2 grammes de raffinose et 50 centimètres cubes de macéré bouilli ou non. On place à l'étuve à 36-37° et on effectue, par intervalle, les dosages sur 2 centimètres cubes. Deux matras témoins, ne renfermant que les extraits additionnés d'eau distillée, serviront à observer les transformations éventuelles des extraits durant le séjour à l'étuve.

Voici les résultats obtenus :

(1) Fischer et Niebel. Ueber das Verhalten der Polysaccharide gegen einige thierische secrete und Organe. *Sitzungsber. d. kön. preuss. Ak. d. Wiss. zu Berlin*, V, p. 73, janvier 1896.

(2) Strauss. Ueber das Vorkommen einiger Kohlenhydratefermente bei Lepidopteren und Dipteren. *Zeitschr. f. Biol.*, p. 52, 1909.

(3) Giaja. *Loc. cit.* p. 182.

Intervalle des dosages :	Cuivre réduit par 2 cc. Matras non bouilli :	Matras bouilli :
Dosage initial....................	46 mg.	45 mg.
Après 1 jour 1/2..................	106 —	
Après 2 jours.....................	128 —	
— 3 —	133 —	
— 5 —	136 —	
— 10 —	141 —	
— 12 —	142 —	
— 17 —	142 —	46 —

Les matras témoins indiquent que les extraits ne subissent, au cours de l'expérience, aucune transformation de nature à augmenter leur pouvoir réducteur ; le dosage, pratiqué sur 2 centimètres cubes, donne 45 milligrammes de cuivre au début de l'expérience et 46 milligrammes à la fin.

Il est facile de se rendre compte du stade atteint par l'hydrolyse. Si, en effet, l'inversion subie était l'inversion forte, 2 centimètres cubes du liquide des matras renfermeraient, étant donné qu'on a introduit 2 grammes d'hydrate de raffinose, $24^{mg},2$ de lévulose, autant de glucose et autant de galactose ; ce mélange réduirait, d'après les tables de Bertrand, 138 milligrammes de cuivre ; or, l'expérience ne donne que 142 — 46 = 96 milligrammes de cuivre. Si, au contraire, l'action de la diastase s'est arrêtée à l'inversion faible, le mélange doit contenir, indépendamment des substances réductrices présentes dans l'extrait mycélien, $24^{mg},2$ de lévulose et 46 milligrammes de mélibiose, mélange qui réduit 97 milligrammes de cuivre.

Et de fait, si l'on soumet à l'inversion totale 2 centimètres cubes du liquide d'expérience, lorsque son pouvoir réducteur est devenu stable, on trouve 185 milligrammes de cuivre au lieu de 142.

Du reste, le traitement à l'acétate de phénylhydrazine, pratiqué à la fin de l'expérience, donne très nettement une osazone insoluble à chaud, présentant les caractères microscopiques de la glucosazone, fondant comme elle vers 230°, et, dans la liqueur filtrée, il se dépose, par refroidissement, une seconde osazone, intégralement soluble à chaud et fondant au bloc Maquenne vers 180° ; c'est donc l'osazone du mélibiose.

D'autres expériences m'ont fourni des résultats semblables ;

je les cite à titre documentaire, ces nombres pouvant à l'occasion rendre quelques services dans des recherches d'ordre plus général sur les lois d'action des diastases.

Intervalle des dosages :	Cuivre réduit par cc. Matras non bouilli :	Matras bouilli :
EXPÉRIENCE I		
Dosage initial	22 mg.	22 mg.
Après 15 heures	196 —	
— 24 —	105 —	
— 2 jours	113 —	
— 4 —	121 —	
— 10 —	125 —	
— 15 —	125 —	23 —
EXPÉRIENCE II		
Dosage initial	22 mg.	22 —
Après 15 heures	89 —	
— 2 jours	116 —	
— 4 —	119 —	
— 10 —	123 —	
— 15 —	123 —	22 —

Les deux expériences ont été effectuées à la température de 27°.

J'ai voulu donner à ces recherches toute la certitude désirable en contrôlant, par la méthode polarimétrique, les résultats obtenus au moyen des dosages à la liqueur cupropotassique.

Je dispose, à cet effet, une série de 6 matras jaugés à 25 centimètres cubes, renfermant chacun 10 centimètres cubes d'une solution de raffinose à 10 grammes p. 100 et 15 centimètres cubes d'extrait mycélien. Aussitôt le premier matras préparé, on procède à l'examen polarimétrique ; les autres matras sont placés à l'étuve à 26° et étudiés en temps convenable. Le tableau ci-dessous donne les variations du pouvoir rotatoire au cours de l'action de l'extrait mycélien sur le raffinose :

Intervalle des dosages :	Pouvoirs rotatoires.
Dosage initial	+ 108°
Après 24 heures	+ 70°
— 38 —	+ 68°
— 5 jours	+ 59°
— 10 —	+ 58°
— 15 —	+ 58°

Le pouvoir rotatoire trouvé à partir du cinquième jour cor-

respond à l'inversion faible du raffinose. En effet, l'extrait mycélien est réducteur et dévie, pour sa part, le plan de polarisation. Son action propre est indiquée par l'examen successif de 2 mélanges : le premier est une solution de 1 gramme de raffinose dans 25 centimètres cubes d'eau distillée, il a comme pouvoir rotatoire + 104° ; le deuxième est une solution de 1 gramme de raffinose dans 10 centimètres cubes d'eau distillée additionnés de 15 centimètres cubes d'extrait mycélien, il a comme pouvoir rotatoire + 108°. C'est donc 4 degrés qu'il faut retrancher de chacun des nombres du tableau précédent pour obtenir le pouvoir rotatoire relatif au raffinose ou à ses produits d'hydrolyse. On a de la sorte, à la fin de l'expérience, + 54° pour le pouvoir rotatoire définitif, ce qui correspond bien à l'inversion faible. Du reste, des matras témoins, dont l'extrait avait été préalablement soumis à l'ébullition durant un quart d'heure, ont conservé, pendant toute l'expérience, le même pouvoir rotatoire égal à + 108° ; ce qui montre que les substances actives, propres au macéré, n'ont pas évolué à l'étuve.

Pour prendre les pouvoirs rotatoires, j'ai opéré de la façon suivante. Le liquide des matras est étendu de 10 centimètres cubes d'eau distillée et traité par 1 centimètre cube de nitrate mercurique, suivant la méthode de défécation préconisée par Tanret ; après un contact de cinq minutes, on neutralise par 1 centimètre cube de soude de titre convenable, on porte ensuite le volume à 40 centimètres cubes. On filtre et on passe au polarimètre. Le sucre se trouvant entraîné par le précipité dans la proportion même où il existe dans le liquide, le pouvoir rotatoire était donné, dans tous les cas, par la formule :

$$[\alpha] = \frac{\alpha.40}{2.1}.$$

Ces recherches sur le liquide fermentaire et sur l'extrait mycélien établissent que, dans les expériences *in vitro*, aussi bien que dans les cultures, la molécule de lévulose se détache du raffinose avec la plus grande facilité. C'est exactement ce qui se passe avec le saccharose.

L'hydrolyse faible du raffinose par le *Botrytis* est donc à

rapprocher de l'inversion du saccharose par le même organisme. En d'autres termes, le *Botrytis cinerea* élabore, au cours de l'assimilation du raffinose, une raffino-lévulase, qui, si elle n'est pas l'invertine elle-même, appartient à la même famille de ferments.

Au contraire, nous n'avons, jusqu'à présent, caractérisé aucune diastase qui fût susceptible de dédoubler le mélibiose. Il existe donc, à ce point de vue, un parallélisme remarquable entre le mélibiose et le maltose. Cette ressemblance entre le mode d'assimilation des deux sucres serait complète si le mycélium venu sur mélibiose se montrait capable, à l'état de poudre fermentaire, d'effectuer le dédoublement du mélibiose, alors que ni le liquide de culture, ni le liquide fermentaire, ni l'extrait mycélien ne sont doués de cette propriété.

3° *Poudre fermentaire.* — J'ai mis en évidence les propriétés diastasiques de la poudre mycélienne, en opérant comme il suit : le mycélium sec, pulvérisé, est introduit dans un matras de 50 centimètres cubes ; on remplit jusqu'au trait de jauge avec une solution d'hydrate de raffinose à 4 grammes pour 100 centimètres cubes, rendue stérile par le fluorure de sodium. On prépare par ailleurs deux matras témoins dont l'un ne diffère du précédent que par le traitement à l'autoclave infligé préalablement à la poudre fermentaire ; le second témoin ne renferme que la poudre en suspension dans l'eau. Les trois matras sont placés en même temps à l'étuve à 37° ; par intervalle, on effectue les dosages sur 1 centimètre cube. Voici les résultats :

Intervalle des dosages :	Cuivre par 1 cc.
Dosage initial	14 mg.
Après 1 jour	50 —
— 2 —	62 —
— 4 —	71 —
— 6 —	76 —
— 8 —	78 —

A la fin de l'expérience, les deux témoins réduisent 15 milligrammes de cuivre par centimètre cube, ce qui prouve que la poudre mycélienne, préalablement chauffée, a perdu toutes ses propriétés actives et que les substances contenues dans la poudre ne subissent, au cours de l'expérience, aucune modification qui augmente leur pouvoir réducteur.

Il est facile de se rendre compte de la marche de l'hydrolyse : très rapide au début, elle se ralentit dès le deuxième jour, sans cesser du reste de progresser. Ce ralentissement, observé déjà par Bourquelot opérant avec le liquide fermentaire de *Sterigmatocystis nigra*, tient à deux causes : tout d'abord, la vitesse de dédoublement du raffinose diminue à mesure que les produits de la réaction s'accumulent dans le milieu ; d'autre part, lorsque la raffino-lévulase a terminé son action, la seule hydrolyse qui se poursuive est celle du mélibiose ; ce dernier se transforme lentement à la façon du maltose.

On voit bien vite que, dès le troisième jour de l'expérience, la totalité du raffinose a subi l'inversion faible ; en effet, la solution contient par centimètre cube, 40 milligrammes de raffinose qui donnent, après inversion faible, 12 milligrammes de lévulose et 23 milligrammes de mélibiose ; ce mélange réduit environ 50 milligrammes de cuivre ; or, ce chiffre est presque atteint dès le second jour : l'expérience donne, à ce moment, 62 milligrammes dont il faut retrancher 14 milligrammes provenant des substances réductrices de la poudre elle-même.

Après 8 jours, l'hydrolyse du mélibiose n'est du reste pas encore terminée ; le dédoublement complet de 40 milligrammes de raffinose, donnerait 36 milligrammes du mélange lévulose, glucose et galactose, ce qui correspond à 70 milligrammes environ de cuivre, alors qu'on trouve seulement 78 — 14 = 64 milligrammes.

En effet, après traitement par HCl à 12 p. 1000, au bain-marie à 100°, le pouvoir réducteur, pris sur 1 centimètre cube, subit une augmentation de 7-8 milligrammes de cuivre.

Le mycélium de *Botrytis* renferme donc une diastase capable d'hydrolyser le mélibiose ; ce ferment, comme la maltase, est endocellulaire, ne diffuse ni dans les liquides de culture, ni dans les macérés ; comme la maltase encore, il est peu abondant à l'intérieur des filaments, et ne transforme qu'avec lenteur le sucre auquel il s'attaque.

Dès lors, pas plus que le maltose, le mélibiose n'est assimilé directement par le *Botrytis cinerea* ; il subit, au contraire, une hydrolyse préalable ; ce dédoublement s'effectue à l'intérieur même des cellules et au fur et à mesure des besoins de l'orga-

nisme ; ainsi s'explique l'absence des produits de transformation dans les liquides de culture.

GENTIANOSE

Le dédoublement du gentianose par les ferments solubles a été étudié dans les détails par Bourquelot (1). D'après cet auteur, l'invertine transforme le gentianose en lévulose et gentiobiose d'après l'équation :

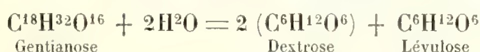


$$\underset{\text{Gentianose}}{C^{18}H^{32}O^{16}} + H^2O = \underset{\text{Gentiobiose}}{C^{12}H^{22}O^{11}} + \underset{\text{Lévulose}}{C^6H^{12}O^6}$$

L'action de l'invertine ne va pas au delà ; ce ferment est donc dépourvu de toute efficacité vis-à-vis du gentiobiose.

Au contraire, l'émulsine est capable d'hydrolyser le gentiobiose, tandis que son action est presque insignifiante sur le gentianose.

L'hydrolyse totale du gentianose d'après l'équation :



$$\underset{\text{Gentianose}}{C^{18}H^{32}O^{16}} + 2H^2O = \underset{\text{Dextrose}}{2\,(C^6H^{12}O^6)} + \underset{\text{Lévulose}}{C^6H^{12}O^6}$$

exige donc l'intervention de deux ferments : invertine, émulsine ; ces deux enzymes exercent leur action successivement, l'émulsine ne pouvant attaquer le gentiobiose qu'après la mise en liberté de ce dernier sous l'influence de l'invertine.

Ainsi s'explique que les macérations qui ne contiennent que l'un ou l'autre de ces ferments ou bien sont inefficaces sur le gentianose ou bien ne l'hydrolysent que jusqu'au stade inversion faible. Le liquide fermentaire de *Sterigmatocystis nigra* qui renferme, à la fois, de l'invertine et de l'émulsine, détermine, au contraire, le dédoublement total du gentianose.

Divers sucs digestifs sont capables de provoquer l'inversion faible du gentianose sans aller au delà, tel, par exemple, le suc gastro-intestinal d'*Helix pomatia*, d'*Astacus fluviatilis* ; par contre, le suc pancréatique, les macérations de muqueuses intestinales des animaux supérieurs sont généralement sans action aucune sur le gentianose (2).

(1) Bourquelot. *C. R.*, CXXVI, p. 1045, 1898.
Bourquelot et Hérissey. *C. R.*, CXXXII, p. 571, 1901.
Bourquelot et Hérissey. *C. R.*, CXXXV, p. 399, 1902.
(2) Barthet et Bierry. *Soc. Biol.*, avril 1908.

J'ai essayé, sur le gentianose, l'action du liquide fermentaire et de la poudre mycélienne de *Botrytis cinerea* préparés à partir de mycéliums cultivés sur saccharose.

1° *Action du liquide fermentaire.* — On introduit dans un matras jaugé à 10 centimètres cubes, 339 milligrammes de gentianose rigoureusement pur ; on remplit jusqu'au trait de jauge avec le liquide fermentaire additionné de 1 p. 100 de NaF et on abandonne à l'étuve à 37°. On dispose parallèlement un matras témoin ne renfermant que du liquide fermentaire et deux autres matras pourvus l'un de saccharose, l'autre de raffinose.

L'hydrolyse totale du saccharose et l'inversion faible du raffinose sont rapidement atteintes ; la marche est sensiblement plus lente dans le matras à gentianose. Pour suivre les transformations successives du triose, j'ai prélevé, à diverses reprises, 1 centimètre cube du mélange et effectué les dosages à la liqueur cupropotassique ; je suis arrivé aux résultats suivants :

Intervalle des dosages :	Cuivre réduit par cc.
Dosage initial	9 mg.
Après 2 jours	23 —
— 6 —	55 —
— 10 —	62 —
— 14 —	67 —

Le matras témoin ne renfermant que du liquide fermentaire réduit, à la fin comme au début de l'expérience, 9 milligrammes de cuivre par centimètre cube.

Un calcul très simple indique que 33 milligrammes de gentianose introduits par centimètre cube réduiraient, après avoir subi l'inversion faible, 50 milligrammes de cuivre, et 67 si le gentiobiose était hydrolysé à son tour.

Dès lors, on voit immédiatement que, dans l'expérience précédente, le dédoublement du gentianose se poursuit au delà du stade inversion faible à peu près atteint dès le sixième jour ; toutefois, le gentiobiose n'est que lentement transformé, et son dédoublement n'est pas encore achevé après le quatorzième jour, lorsqu'on effectue le dernier dosage ; si l'on porte, en effet, 1 centimètre cube de la liqueur à l'autoclave à 110° en présence de SO^4H^2 à 3 p. 100, suivant les indications de

Bourquelot, le dosage révèle une augmentation du pouvoir réducteur correspondant à 8-9 milligrammes de cuivre.

2° *Action de la poudre mycélienne.* — On obtient des résultats semblables lorsqu'on emploie, comme source de ferments, le mycélium lui-même ; cependant l'hydrolyse du gentiobiose est, dans ce cas, sensiblement plus rapide.

On introduit $0^{gr},878$ de gentianose dans un matras de 50 centimètres cubes, renfermant des fragments de mycélium lavés à fond sur filtre Büchner et de l'eau distillée jusqu'au trait de jauge. L'antiseptique est NaF à 1 p. 100 ; on opère à l'étuve à 36°.

Voici le résultat des dosages effectués sur 2 centimètres cubes.

Intervalle des dosages :	Cuivre réduit par 2 cc.
Dosage initial..................................	0 mg.
Après 4 jours..................................	60 —
— 8 —	65 —
— 12 —	68 —

Le matras témoin ne renfermant que le mycélium en suspension dans l'eau distillée n'acquiert, au cours de l'expérience, aucun pouvoir réducteur.

Dès le quatrième jour, le stade inversion faible est dépassé ; le pouvoir réducteur augmente ensuite lentement, à mesure que le gentiobiose s'hydrolyse à son tour ; au moment du dernier dosage, le dédoublement est bien près de son terme ; le traitement à l'acide sulfurique, effectué comme précédemment, ne détermine plus, dans les dosages, qu'une augmentation de 4-5 milligrammes de cuivre. D'autre part, le pouvoir rotatoire, à la fin de l'expérience, devient égal à — 17° : or, le gentianose, après hydrolyse totale, donne un mélange de sucre dont le pouvoir rotatoire est égal à — 20°.

Le *Botrytis cinerea* est donc capable d'hydrolyser à fond le gentianose et le liquide fermentaire a ce pouvoir aussi bien que la poudre mycélienne ; à ce point de vue, le gentianose se distingue nettement d'autres trisaccharides tels que le raffinose dont l'hydrolyse, sous l'action du liquide fermentaire, ne dépasse jamais le stade inversion faible ; ces faits serviront à résoudre le problème de l'individualité des diastases qui interviennent dans l'un et l'autre cas.

STACHYOSE

Le stachyose, identifié par C. Tanret (1) avec le mannéotétrose est un tétrasaccharide : $C^{24}H^{42}O^{21}$; les cristaux qui se sont déposés de l'alcool à 90° possèdent quatre molécules d'eau de cristallisation.

Le dédoublement du stachyose, sous l'influence des acides étendus, s'effectue en deux phases : dans la première, il se forme du lévulose et un trisaccharide, le manninotriose ; l'action de l'acide acétique ne pousse pas l'hydrolyse au delà de ce stade ; dans la deuxième phase, le manninotriose est attaqué à son tour et se transforme en deux molécules de galactose et une molécule de glucose.

Les ferments se montrent actifs vis-à-vis du stachyose. C. Tanret (2) signalait, dès 1902, que les diastases du *Sterigmatocystis nigra* et de la Levure déterminent l'inversion faible du mannéotétrose ; plus tard, l'auteur s'aperçut que ces ferments agissent également sur le manninotriose en mettant en liberté du galactose et du glucose, mais cette action est extrêmement lente ; ce n'est qu'après 11 mois que des solutions créosotées de mannéotétrose, additionnées les unes d'émulsine, les autres d'une macération de *Sterigmatocystis*, ont présenté, dans la déviation polarimétrique, des différences de plusieurs degrés.

Bierry et Barthet (3) ont étudié le dédoublement du mannéotétrose et du manninotriose par le suc gastro-intestinal d'*Helix pomatia*. Ils ont constaté, sous l'action de ce suc, une augmentation du pouvoir réducteur et une baisse dans la rotation, cette diminution étant plus rapide avec le tétrose qu'avec le triose ; mais dans l'un et l'autre cas, après un temps suffisamment long et avec une quantité convenable de suc gastro-intestinal, on arrive à une hydrolyse totale du manninotriose.

Voici le résultat de mes expériences sur l'hydrolyse du stachyose par le *Botrytis cinerea*. J'ai étudié parallèlement, comme à l'ordinaire, l'action, sur le stachyose, du liquide fermen-

(1) C. Tanret. *Bull. Soc. chim.*, 3e série, t. 29, p. 888, 1903.
(2) C. Tanret. *C. R.*, CXXXIV, p. 1588, juin 1902.
(3) Bierry et Barthet. Le dédoublement du manninotriose. *C. R. Soc. Biol.*, LXVI, p. 13, janvier 1909.

taire et du mycélium de *Botrytis*. Ne pouvant me permettre des cultures sur stachyose, en raison de la petite quantité de produit dont je disposais, j'ai fait usage, pour préparer le liquide et la poudre fermentaire, d'un mycélium venu sur saccharose.

1° *Action du liquide fermentaire.* — On introduit dans un matras de 25 centimètres cubes, 289 milligrammes de stachyose parfaitement pur et du liquide fermentaire additionné de NaF à 1 p. 100. On abandonne à l'étuve à 36° ce matras ainsi que le témoin qui ne renferme que du liquide fermentaire. Les dosages à la liqueur de Fehling sont effectués, de distance en distance, sur 5 centimètres cubes; en voici le résultat :

Intervalle des dosages :	Cuivre réduit par 5 cc.
Dosage initial	20 mg.
Après 4 jours	62 —
— 8 —	80 —
— 12 —	83 —

Le liquide fermentaire du matras témoin, dosé sur 5 centimètres cubes, réduit 20 milligrammes de cuivre.

Connaissant la quantité de stachyose que renferment les 5 centimètres cubes prélevés pour chaque dosage, calculons le poids de cuivre qui serait réduit par ce stachyose s'il subissait successivement l'inversion faible et l'inversion forte. On trouve immédiatement que 58 milligrammes de stachyose se transforment, par hydrolyse faible, en 39 milligrammes de manninotriose et 14 milligrammes de lévulose, mélange qui réduit sensiblement 54 milligrammes de cuivre. Or, le dernier dosage du tableau précédent donne 83 milligrammes de cuivre dont il faut retrancher les 20 milligrammes du dosage initial, uniquement attribuables aux substances réductrices contenues dans l'extrait; il reste donc 63 milligrammes, ce qui indique que le stade inversion faible du stachyose est largement atteint, peut-être même dépassé après 12 jours d'expérience.

Supposons atteinte l'inversion forte: le mélange de 14 milligrammes de lévulose, 14 milligrammes de glucose et 28 milligrammes de galactose résultant de l'hydrolyse totale de 58 milligrammes de stachyose, réduirait 108 milligrammes de

cuivre. Le liquide fermentaire réussirait-t-il à pousser le dédoublement du stachyose jusqu'au stade inversion forte? L'expérience n'a pas été poursuivie suffisamment pour qu'il soit permis de l'affirmer; toutefois, les derniers dosages indiquent assez que l'hydrolyse du manninotriose, si elle a lieu sous l'action du liquide fermentaire, ne se produit qu'avec une extrême lenteur.

2° *Action de la poudre mycélienne.* — Le stachyose s'hydrolyse beaucoup plus facilement au contact du mycélium lui-même, ainsi que le prouvent les expériences suivantes.

1° Le stachyose est introduit à raison de 0 gr. 490, dans des matras de 25 centimètres cubes; on ajoute de menus fragments de mycélium et de l'eau distillée antiseptisée par NaF; on abandonne à l'étuve à 36°; après 18 jours on fait l'examen polarimétrique et l'on trouve le pouvoir rotatoire égal à + 49°; le stachyose n'est donc pas loin, à ce moment, d'être totalement hydrolysé, le mélange de sucres résultant de l'inversion forte du stachyose ayant un pouvoir rotatoire égal à + 39°.

2° L'expérience suivante indique la marche générale de l'hydrolyse : on dispose un matras identique au précédent, et, par intervalles, on dose la liqueur sur 1 centimètre cube; on obtient les chiffres suivants :

Intervalle des dosages :	Cuivre réduit par cc.
Dosage initial	traces
Après 3 jours	18 mg.
— 5 —	24 —
— 11 —	35 —
— 16 —	39 —

Après 20 jours, on fait un dernier prélèvement et on dose sur 1 centimètre cube, avant et après inversion; on trouve respectivement 40 et 47 milligrammes de cuivre.

On se rend compte, par un calcul très simple, que dès le cinquième jour, le stade inversion faible du stachyose est atteint; le manninotriose est ensuite hydrolysé lentement, son dédoublement est loin d'être complet, après 20 jours de contact avec la poudre mycélienne.

Comment s'effectue la transformation du manninotriose? Y a-t-il, dans une première phase, formation d'un biose qui

s'hydrolyse ensuite? C'est une question sur laquelle je me propose de revenir plus tard.

MÉLÉZITOSE

1° *Liquide fermentaire.* — D'après Bourquelot et Hérissey (1), le liquide fermentaire du *Sterigmatocystis nigra* est capable de conduire le dédoublement du mélézitose jusqu'au stade inversion faible.

Je suis arrivé à un résultat semblable avec le liquide fermentaire de *Botrytis cinerea.*

Le liquide fermentaire a été additionné de NaF à raison de 1 p. 100 et mis au contact de la solution de mélézitose. Le pouvoir réducteur du mélange, mesuré sur 1 centimètre cube, est monté constamment durant les trois premiers jours, après quoi il n'a plus augmenté sensiblement. Le liquide, décanté après cinq jours et passé au polarimètre, avait un pouvoir rotatoire égal à + 64° : le mélézitose était donc à peu près intégralement transformé en glucose et turanose.

2° *Extrait mycélien.* — L'extrait obtenu après broyage du mycélium se montre doué des mêmes propriétés que le liquide fermentaire. Il mène l'hydrolyse jusqu'au stade inversion faible, mais son action est nulle ensuite sur le turanose.

3° *Poudre fermentaire.* — La poudre fermentaire peut, au contraire, pousser l'hydrolyse du mélézitose, mais assez lentement toutefois, jusqu'au stade inversion forte.

On prépare les quatre mélanges suivants :

I	Mycélium cru	300 mg.	II	Mycélium cru	300 mg.
	Mélézitose	250 —			
	Eau distillée Q. S.	25 cc.		Eau distillée Q. S.	25 cc.
III	Mycélium chauffé	300 mg.	IV	Mycélium chauffé	300 mg.
	Mélézitose	250 —			
	Eau distillée Q. S.	25 cc.		Eau distillée Q. S.	25 cc.

Antiseptique : NaF; température : 36°.

Après 6 jours, on effectue, sur 2 centimètres cubes, les dosages avant et après inversion :

(1) Bourquelot et Hérissey. *Journ. de Pharm. et de Chimie*, (6), t. IV, p. 385, 1896.

	Cuivre par 2 cc. Avant inversion :	Après inversion :
I	38 mg.	40 mg.
II	8 —	10 —
III	8 —	39 —
IV	6 —	8 —

L'hydrolyse du mélézitose est donc à peu près totale dans le matras à poudre fermentaire n'ayant pas subi de traitement à l'autoclave.

LACTOSE

1° *Liquide fermentaire.* — Il est généralement difficile d'obtenir la lactase en solution, par la méthode des liquides fermentaires, même en s'adressant à des organismes qui végètent bien sur le sucre de lait. On sait, par exemple, qu'un grand nombre de Levures, mises à macérer dans l'eau, abandonnent leur invertine sans céder la lactase (1). Le mycélium du *Sterigmatocystis nigra*, cultivé sur lactose, grâce à l'artifice imaginé par Duclaux, donne un liquide fermentaire totalement inactif vis-à-vis du lactose, ce qui a fait dire à Bourquelot que le *Sterigmatocystis nigra* ne contient pas de lactase; il en serait de même, d'après cet auteur, du *Penicillium crustaceum* et du *Polyporus sulfureus*. Cependant l'*Eurotiopsis Gayoni* fournit un macéré capable de dédoubler le sucre de lait (2).

Le liquide fermentaire de *Botrytis cinerea* ne renferme pas de lactase. Voici une des expériences qui me permettent de l'affirmer.

Deux séries de matras sont placés à l'étuve à 36-37° ; chaque matras renferme le même volume d'une solution de lactose additionnée de liquide fermentaire, intact dans la première série, bouilli dans la seconde. Les milieux sont antiseptisés par le toluène; il faut préférer le toluène au fluorure de sodium, ce dernier exerçant, d'après Braehn, une action retardatrice sur la lactase. Après quatre jours, on effectue les dosages avant et après inversion, sur 1 centimètre cube :

Matras non bouilli	Avant inversion...	60 mg. de cuivre.
	Après — ...	87 —

(1) Duclaux. *Microbiologie*, II, p. 526.
(2) Laborde. *Loc. cit.*, p. 48.

Matras bouilli	Avant inversion...	61 mg. de cuivre.
	Après — ...	88 —

Le lactose reste donc absolument intact en présence du liquide fermentaire.

2° *Extrait mycélien.* — On obtient plus facilement un macéré actif sur le lactose, lorsqu'on soumet les cellules à un écrasement préalable. Par ce procédé, Pottevin (1) aurait réussi à préparer une solution de lactase, à partir du mycélium du *Sterigmatocystis nigra* venu sur lactose. Cependant, Brachin (2) déclare avoir répété l'expérience sans aucun succès.

Les grains de Kéfyr, après broyage et macération dans l'eau chloroformée, ont donné à Fischer un macéré hydrolysant le lactose. Dienert (3) signale le même fait pour d'autres Levures sur lactose; l'un et l'autre remarquent, du reste, que les solutions diastasifères ainsi obtenues sont douées d'une activité très faible.

Au contraire, le mycélium d'*Eurotiopsis Gayoni*, trituré avec du sable et mis à digérer durant quelques heures dans de l'eau thymolysée, fournit un macéré assez actif pour hydrolyser, en 48 heures, une solution de lactose à 2 p. 100 (4).

On obtient des résultats tout autres avec le *Botrytis cinerea*; même après écrasement du mycélium, le macéré reste incapable de dédoubler le sucre de lait, ainsi qu'en témoigne l'expérience suivante.

On introduit dans une première série de matras une solution de lactose et l'extrait mycélien non bouilli; dans la seconde série, la même solution de lactose et le macéré préalablement bouilli. On abandonne à l'étuve à 36-37°. Après trois jours, on effectue les dosages; on trouve, pour le cuivre :

Matras non bouillis	Avant inversion...	92 mg. par cc.
	Après — ...	122 —
Matras bouillis	Avant — ...	91 —
	Après — ...	121 —

On replace les matras à l'étuve et cinq jours après, on dose

(1) Pottevin. *Ann. Inst. Pasteur*, t. XVII, p. 46, 1903.
(2) Brachin. Recherches sur la lactase. *Thèse de Pharmacie*, Paris, 1904, p. 39.
(3) Dienert. *Ann. Inst. Pasteur*, 1900, p. 178.
(4) Laborde. *Loc. cit.*, p. 50.

de nouveau : les résultats sont identiques. Les matras témoins, ne renfermant que l'extrait additionné d'eau distillée, réduisent, à la fin de l'expérience comme au début, 25 milligrammes de cuivre par centimètre cube et dès lors, il est facile de se rendre compte, par un calcul très simple, que le glucose et le galactose trouvés après hydrolyse à l'acide chlorhydrique étendu, correspondent bien au lactose introduit.

Il faut conclure de ces faits que la lactase est totalement absente de l'extrait mycélien.

3° *Poudre fermentaire*. — Pour mettre en évidence, dans le *Botrytis*, un principe susceptible d'hydrolyser le lactose, il faut s'adresser au mycélium lui-même.

On recueille le mycélium d'une culture parvenue à la fin de son développement ; on le dessèche à la température du laboratoire et on le pulvérise. Une partie de la poussière ainsi préparée est légèrement humectée d'eau distillée, puis portée à l'autoclave à 120° pendant deux heures. On dispose alors deux séries de fioles à hydrolyse, renfermant, avec une même solution de lactose, les unes la poudre mycélienne crue, les autres la poudre traitée à l'autoclave. On abandonne à l'étuve à 36°, pendant six jours, on dose ensuite sur 1 centimètre cube :

Mycélium cru	74 mg.	de cuivre.
Mycélium chauffé	56 —	—

J'ai contrôlé ces résultats par les osazones; à cette fin, les matras précédents sont déféqués au nitrate mercurique et additionnés, après filtration, de phénylhydrazine acétique ; le mercure est précipité par le réactif; après quelques instants de chauffe douce au bain-marie, on filtre ; on abandonne alors les matras, durant une heure et demie, au bain-marie à 100°. Il s'est formé avec les liquides provenant des matras à mycélium cru, un abondant précipité d'osazone, insoluble dans l'eau bouillante, insoluble dans l'alcool méthylique, possédant les caractères microscopiques et le point de fusion de la glucosazone; avec les autres matras, il ne s'est produit à chaud aucun précipité, mais, par refroidissement, la liqueur laisse déposer de la lactosazone qui se redissout intégralement à chaud.

Il est facile, toutefois, de constater que le dédoublement du

lactose opéré par la poudre fermentaire n'est pas intégral. En effet, à 59 milligrammes de cuivre trouvés par centimètre cube dans les matras à mycélium chauffé, correspondraient théoriquement, après hydrolyse totale du sucre de lait, 83 milligrammes de cuivre, et l'expérience ne donne que 74. En tenant compte des traces de cuivre qui proviennent des substances réductrices restées dans la poudre fermentaire, on voit que les deux tiers environ du lactose initial ont subi l'hydrolyse.

Le dédoublement du lactose, quoique très lent, n'en est pas moins réel, et le mycélium possède donc bien, à l'égard du lactose, des propriétés hydrolysantes qui n'appartiennent ni au liquide de culture, ni au liquide fermentaire, ni à l'extrait mycélien.

L'ensemble de ces résultats démontre qu'on peut établir un parallélisme rigoureux entre le lactose et le maltose, au point de vue de l'assimilation de ces deux sucres par le *Botrytis cinerea.*

Puisqu'il existe, à l'intérieur des cellules, un ferment spécifique du lactose, ce dernier ne doit être assimilé qu'indirectement, c'est-à-dire après transformation préalable en glucose et galactose.

Quant au ferment lui-même, il est, comme la maltase, strictement *endocellulaire.*

De plus, il n'est présent dans les cellules qu'en *petite quantité*; en faisant servir à plusieurs hydrolyses successives la même poudre mycélienne, on constate que, dès la seconde opération, les propriétés actives de cette poudre sont déjà notablement atténuées.

On comprend, dès lors, pourquoi le liquide des cultures de *Botrytis* sur lactose ne renferme jamais ni glucose ni galactose : le sucre de lait subissant une hydrolyse très lente à l'intérieur des cellules, les produits de dédoublement disparaissent, utilisés par la moisissure, au fur et à mesure de leur mise en liberté.

Production d'émulsine par le Botrytis cinerea. — Dans l'étude des actions fermentaires exercées par un organisme, il importe de rechercher parallèlement la lactase et l'émulsine, en raison des problèmes de spécificité se rapportant à ces deux diastases.

J'ai donc essayé de caractériser l'émulsine dans le liquide fermentaire, dans l'extrait mycélien et dans la poudre fermentaire de *Botrytis cinerea*, en prenant comme réactif l'amygdaline et me bornant à constater le dédoublement de ce glucoside sans entrer dans le détail du mécanisme d'hydrolyse.

Les résultats tiennent en peu de mots : le liquide fermentaire aussi bien que l'extrait mycélien et la poudre fermentaire préparés à partir de myceliums venus sur lactose, se montrent constamment doués de la propriété d'hydrolyser l'amygdaline; on s'en aperçoit à l'odeur prononcée d'aldéhyde benzoïque que dégagent rapidement les mélanges et à l'augmentation progressive de leur pouvoir réducteur.

TRÉHALOSE

Le tréhalose ne se laisse que très difficilement dédoubler, par les acides étendus, en deux molécules de glucose. Cependant un grand nombre de Levures et diverses moisissures se montrent capables d'effectuer cette hydrolyse; le liquide fermentaire de *Sterigmatocystis nigra* (1), notamment, est actif vis-à-vis du tréhalose; de même aussi le macéré d'*Eurotiopsis Gayoni* (2). Le ferment spécifique du tréhalose, la *tréhalase*, est du reste très répandu chez les champignons, comme l'ont montré les recherches de Bourquelot et Hérissey (3).

1° *Action du liquide fermentaire de Botrytis.* — Le liquide fermentaire de *Botrytis* ne renferme aucun principe susceptible d'hydrolyser le tréhalose; même en prolongeant l'expérience pendant six jours, à l'étuve à 37°, le mélange de sucre et de macéré n'offre pas de pouvoir réducteur appréciable. Je me suis servi, pour la préparation du liquide fermentaire, de mycélium venu sur maltose, les cultures sur tréhalose ne m'ayant fourni qu'une quantité de moisissure insuffisante. Le sucre dont j'ai fait usage dans cette expérience et dans les suivantes était du tréhalose rigoureusement pur, retiré par M. Tanret du seigle ergoté.

(1) Bourquelot. *C. R.*, CXVI, p. 826, 1893.
(2) Laborde. *Loc. cit.*, p. 53.
(3) Bourquelot et Hérissey. *C. R.*, CXXXIX, p. 874, 1904.

2° *Extrait mycélien.* — C'est également au mycélium venu sur maltose que j'ai eu recours pour préparer un extrait mycélien. Obtenu comme à l'ordinaire par macération de la bouillie mycélienne, cet extrait réduisait 11 milligrammes de cuivre par centimètre cube. Dans de petits matras, jaugés à 10 centimètres cubes, j'ai effectué les mélanges suivants :

I	Trehalose.............	200 mg.	II	Tréhalose.............	200 mg.
	Extrait cru............	5 cc.		Extrait bouilli.........	5 cc.
	Eau distillée Q. S......	10 cc.		Eau distillée Q. S......	10 cc.

Antiseptique : NaF, à 1 p. 100; température : 36°.

Les milieux étaient rendus très légèrement acides par l'acide acétique introduit en même proportion que dans les expériences correspondantes sur maltose.

J'ai effectué sur ces mélanges quatre dosages successifs dont je donne les résultats exprimés en cuivre par centimètre cube :

Après 2 jours...	Matras I : 15 mg.	Matras II : 6 mg.
— 5 — ...	— 22 —	— 6 —
— 7 — ...	— 29 —	— 6 —
— 9 — ...	— 30 —	— 6 —

Dans les matras à extrait bouilli, il ne s'effectue pas trace d'hydrolyse ; on retrouve, en effet, en tenant compte de la dilution, la même quantité de cuivre que dans les dosages préalables de l'extrait.

Le dédoublement du tréhalose se poursuit lentement dans le matras à extrait non bouilli ; même après neuf jours, l'hydrolyse est loin d'être totale ; en effet, après dédoublement complet du tréhalose, il devrait exister dans la liqueur, par centimètre cube, 19 milligrammes de glucose qui réduisent 38 milligrammes de cuivre ; or le dernier dosage ne donne que 30 milligrammes, dont il faut encore retrancher 6 milligrammes résultant du pouvoir réducteur de l'extrait. Si, du reste, on traite au bain-marie, avec HCl étendu, un centimètre cube de la liqueur, on obtient, au dosage, 45 milligrammes de cuivre.

L'activité de l'extrait mycélien sur le tréhalose est donc extrêmement faible. Bourquelot a déjà attiré l'attention sur la lenteur avec laquelle le liquide fermentaire du *Sterigmatocystis nigra* hydrolyse le tréhalose. Peut-être, en opérant sur une quantité de produit plus considérable qui permette de pour-

suivre l'expérience au delà de 9 jours, verrait-on l'extrait mycélien de *Botrytis cinerea* transformer intégralement le tréhalose en glucose.

3° *Poudre fermentaire.* — L'hydrolyse du tréhalose est bien autrement rapide si l'on opère avec la poudre mycélienne. Je me suis servi, pour cette expérience encore, d'un mycélium cultivé sur maltose, afin de pouvoir rigoureusement comparer l'action de l'extrait et celle de la poudre.

Après un séjour de 24 heures à l'étuve à 37°, l'hydrolyse du tréhalose est déjà fortement avancée dans les matras à poudre fermentaire ; après trois jours, elle est complète, le traitement par l'acide chlorhydrique étendu, au bain-marie à 100°, ne détermine plus, en effet, aucune augmentation du pouvoir réducteur.

Il ne peut donc subsister aucun doute relativement à l'assimilation indirecte, c'est-à-dire après hydrolyse préalable, du tréhalose par le *Botrytis cinerea*, du moment que j'ai réussi à caractériser avec certitude, dans le mycélium, un ferment capable de faire subir à ce sucre un dédoublement total.

D'autre part, le ferment relatif au tréhalose présente les plus grandes analogies avec la maltase ; comme elle, il reste localisé à l'intérieur des filaments sans se répandre ni dans le liquide de culture, ni dans le liquide fermentaire, sans se laisser extraire, sinon en quantité minime, par la méthode de la macération aqueuse. C'est donc encore un ferment qui se range dans le groupe maltase, lactase, mélibiase, etc.

*
* *

La plupart des enzymes caractérisés dans ce chapitre se laissent rapprocher, par leurs propriétés, de l'une ou l'autre des diastases prises comme types extrêmes, l'invertine et la maltase.

A côté de l'invertine, se placent les enzymes qui déterminent l'hydrolyse partielle des polysaccharides, raffinose, gentianose, stachyose. Je ne discute pas, pour l'instant, la question de leur identification possible avec l'invertine. Je me borne à constater que ces ferments, en admettant qu'ils aient chacun leur individualité, possèdent les mêmes pro-

priétés de diffusibilité que l'invertine et sont élaborés, comme elle, en quantité appréciable par le mycélium.

Les autres diastases présentent, au contraire, tous les caractères de la maltase. Principalement pour ce qui est de la lactase, de la tréhalase et de la mélibiase, cette communauté de caractères est si évidente, qu'il y a lieu de se demander si ces trois ferments ne doivent pas être identifiés avec la maltase. Ils sont, en effet, strictement endocellulaires au point de ne passer jamais ni dans le liquide de culture, ni dans les macérés ; de plus, ils sont produits en très petite quantité de sorte que l'on pourrait douter qu'ils constituent véritablement des principes individualisés, différents du protoplasme lui-même.

Pour les moisissures, telles que le *Botrytis*, qui n'ont de prédilection marquée pour aucun sucre et manifestent par conséquent une grande indifférence vis-à-vis du substratum, il ressort des observations précédentes que la plupart de leurs actions diastasiques s'effectuent à l'intérieur des filaments, sans que rien trahisse au dehors ces dédoublements intracellulaires.

C'est là un fait d'expérience et qui semble très général ; il faut donc se défaire de cette idée que toute hydrolyse diastasique se traduit à l'extérieur par une diffusion abondante de ferment.

CHAPITRE III

RELATIONS ENTRE LE SUCRE ALIMENTAIRE ET LES DIASTASES SÉCRÉTÉES

J'ai montré, dans les deux chapitres qui précèdent, qu'à chacun des sucres étudiés correspond, chez le *Botrytis*, un ferment — parfois deux — capable de transformer ce sucre en ses produits de dédoublement.

Toutefois, les mycéliums dans lesquels j'ai recherché ces différentes diastases n'avaient pas une provenance quelconque : c'est dans le mycélium de cultures sur maltose que la maltase a été caractérisée ; pareillement, je n'ai mis en évidence l'invertine, la raffino-lévulase, la lactase, etc., que dans le cas où les sucres servant d'aliment au mycélium, étaient respectivement : le saccharose, le raffinose, le lactose, etc.

Une question d'ordre plus général surgit immédiatement, celle des relations entre le sucre alimentaire et la diastase sécrétée.

Duclaux pose admirablement ce problème dans les termes que voici : « Soit une cellule pouvant vivre aux dépens de diverses substances qui, comme le sucre candi, l'amidon, la caséine, ont besoin, avant de devenir assimilables, alimentaires, de subir l'action d'une diastase spéciale à chacune d'elles. Cette cellule sécrète-t-elle, d'une façon constante et en quelque sorte nécessaire, toutes les diastases qu'elle a le pouvoir ou l'occasion d'utiliser ; ou bien la production de ces diastases est-elle intermittente, subordonnée aux conditions d'alimentation et liée à la présence de l'aliment qu'il s'agit de digérer (1) ? »

Le problème, restreint aux végétaux, a généralement reçu solution dans le sens d'une certaine spécialisation des ferments en rapport avec le substratum alimentaire.

Il y a bien longtemps déjà que Béchamp (2) faisait remar-

(1) Duclaux. *Microbiologie*, t. II, p. 83.
(2) Béchamp. *Ann. de Chim. et de Phys.*, XIII, p. 111, 1868.

quer « que s'il y a des fermentations spécifiques, il n'y a point de ferments spécifiques. ... Ce qu'il y a, ce sont des organismes qui provoquent ou opèrent des transformations de la nature de l'aliment qu'on leur fournit. »

On sait qu'une espèce appelée à tort par Duclaux *Aspergillus glaucus* (1) ainsi que le *Penicillium crustaceum*, cultivés sur lactate de chaux, en présence des sels minéraux indispensables, ne sécrètent ni présure, ni caséase, mais seulement de l'amylase (*Aspergillus*) ou de la sucrase (*Penicillium*); la présure et la caséase font également défaut dans les cultures sur saccharose ; on les trouve, au contraire, en abondance dans les cultures sur lait.

On pourrait multiplier les exemples de ce genre; Went (2), notamment, en cite un grand nombre dans une étude relative à l'influence de l'aliment sur les sécrétions diastasiques.

Le problème que j'envisage ici est plus particulier : ne considérant que les sucres étudiés et les ferments qui s'y rapportent, je me demande si la présence, dans le milieu de culture, d'un sucre déterminé est une condition rigoureusement indispensable pour que le mycélium différencie l'enzyme qui correspond à ce sucre.

On peut, à ce sujet, se poser les questions suivantes :

1° Un mycélium venu sur glucose, par exemple, et, en général, sur un sucre n'ayant besoin de subir aucun dédoublement antérieur à son assimilation, élabore-t-il des ferments solubles; produit-il la plupart des ferments dont nous avons reconnu l'existence en faisant varier le sucre alimentaire ?

2° Lorsque le sucre de la culture est un polysaccharide, la fonction diastasigène subit-elle une spécialisation telle, que la seule diastase relative à ce sucre soit différenciée par le mycélium; ou bien, au contraire, d'autres diastases apparaissent-elles qui sont sans action sur ce polysaccharide ?

Il existe, dans la littérature des ferments, quelques données classiques se rapportant à ce problème particulier.

(1) Duclaux. *Microbiologie*, t. II, p. 83. Cette espèce indéterminée n'est pas l'*Aspergillus glaucus* des auteurs.

(2) Went. *Loc. cit.*, p. 611.

Tout d'abord, en ce qui concerne les Levures, Bourquelot (1) a établi « que la Levure de bière, en activité dans une solution de glucose ou de sucre de canne, ne produit pas de ferment capable de dédoubler le maltose. Par contre, lorsqu'elle se trouve dans une solution de ce dernier sucre, elle sécrète un ferment qui le dédouble ». C'est donc la présence de l'aliment qui a déterminé la sécrétion de l'enzyme spécifique.

Les expériences suivantes dues à Pottevin (2), conduisent à la même conclusion.

Considérons le lactose qu'on regarde généralement comme un galactoside et les deux méthyl-d-galactosides stéréoisomères α et β.

On sait que le liquide fermentaire du *Sterigmatocystis nigra* cultivé sur liquide Raulin ne contient pas de lactase. Cependant si l'on cultive le *Sterigmatocystis* sur lactose, selon la méthode préconisée par Duclaux, on peut obtenir, à la condition de broyer le mycélium avant de le mettre à macérer, un extrait actif à la fois sur le lactose et sur le méthyl-d-galactoside β, mais respectant le méthyl-d-galactoside α.

Si, au lieu d'un liquide Raulin lactosé, on introduit sous le *Sterigmatocystis*, une solution de méthyl-d-galactoside β, ce produit est consommé et la macération de la plante broyée est active sur le lactose et le méthyl-d-galactoside β, sans action sur le méthyl-d-galactoside α.

Mais vient-on à introduire sous la plante le méthyl-d-galactoside α, ou simplement, en raison de la difficulté d'isoler ce produit de son isomère, le mélange des deux méthyl-d-galactosides α et β, on obtient une macération active à la fois sur le lactose et sur les deux galactosides.

Pottevin, qui a obtenu ces résultats, en conclut qu'étant donnée une plante telle que le *Sterigmatocystis nigra*, ne sécrétant pas normalement de lactase, on peut, en variant la nature de l'aliment qu'on lui offre, lui faire sécréter chacune des deux lactases stéréoisomères.

Voici maintenant des données de sens contraire quoique relatives au même *Sterigmatocystis nigra*. On sait, en effet,

(1) Bourquelot. *Jour. de l'Anat. et de la Physiol.* 1886, p. 204.
(2) Pottevin. *Ann. Inst. Pasteur*, XVII, p. 49, 1903.

que le liquide fermentaire de cette moisissure est susceptible d'hydrolyser un grand nombre de sucres : saccharose, maltose, raffinose, etc. Or, pour préparer le liquide fermentaire, la méthode classique consiste à faire macérer, dans l'eau distillée, un mycélium venu sur liquide Raulin, en s'adressant à des cultures parvenues au terme de leur développement. Mais pratiquement un tel mycélium ne se trouve que deux jours environ au contact d'une solution renfermant du sucre de canne; dans la suite, c'est sur du sucre interverti, donc sur un milieu dont les éléments sont directement assimilables, que se poursuit l'évolution de la moisissure. Dans de telles conditions, les ferments spécifiques de la plupart des sucres complexes sont élaborés par le mycélium.

Voici les documents que j'ai pu recueillir relativement à cette question, au cours de mes recherches sur le *Botrytis cinerea*.

Il est à peine besoin de faire remarquer que dans les cultures qui m'ont servi à étudier l'influence des sucres sur les sécrétions diastasiques, je n'ai fait varier qu'un seul élément, le sucre; toutes les autres conditions, composition chimique et réaction du milieu, température, humidité, éclairement, étaient maintenues aussi identiques que possible.

I. — Ferments élaborés par le Botrytis cinerea cultivé sur glucose.

J'ai recherché les diverses diastases, à la fois dans le liquide fermentaire et dans la poudre mycélienne.

L'activité du *liquide fermentaire* est restreinte à un petit nombre de sucres; seuls le saccharose, le mélézitose, le raffinose, le stachyose, le gentianose se laissent hydrolyser par le liquide fermentaire.

Voici les expériences qui justifient cette affirmation :

1° *Hydrolyse du saccharose*. — On place à l'étuve à 36°, pendant 48 heures, deux séries de matras renfermant chacun environ 5 grammes p. 100 de saccharose en solution dans le liquide fermentaire. Les dosages, avant et après inversion donnent, pour le cuivre réduit, les chiffres suivants :

Série non bouillie	Avant inversion	88 mg. par cc.
	Après —	90 —
Série bouillie	Avant —	15 —
	Après —	91 —

L'inversion du saccharose par le liquide fermentaire est donc pratiquement totale.

2° *Hydrolyse du raffinose.* — Les matras mis en expérience à l'étuve à 36° renferment chacun 10 centimètres cubes d'une solution de raffinose à 10 p. 100 et 15 centimètres cubes de liquide fermentaire. Après cinq jours, on obtient, par centimètre cube, 48 milligrammes de cuivre. Il est facile de se rendre compte que l'hydrolyse est allée jusqu'au stade inversion faible, c'est-à-dire tout aussi loin que si l'on avait opéré avec le liquide fermentaire d'un mycélium venu sur raffinose. Les mélanges témoins, dans lesquels le liquide fermentaire a été préalablement porté à l'ébullition, n'ont acquis, pendant l'expérience, aucun pouvoir réducteur.

3° *Hydrolyse du mélézitose et du stachyose.* — Des expériences semblables, sur le mélézitose et le stachyose m'ont démontré que l'hydrolyse de ces deux sucres, sous l'influence des macérés obtenus à l'aide de mycéliums venus sur glucose, est poussée jusqu'au stade inversion faible.

4° *Hydrolyse du gentianose.* — Au contraire, ce stade est dépassé avec le gentianose, ce qui prouve l'activité du liquide fermentaire sur le gentiobiose.

Les autres sucres étudiés, maltose, lactose, mélibiose, turanose, résistent à l'action du liquide fermentaire.

Il en va tout autrement si l'on expérimente avec la *poudre mycélienne*; on arrive alors à hydrolyser non seulement le saccharose et les sucres qui s'y rapportent, mais encore les sucres précédemment énumérés, maltose, lactose, etc.

1° *Hydrolyse du maltose.* — On prépare, comme à l'ordinaire, deux séries de fioles à hydrolyse : les unes renferment la solution de maltose et la poudre fermentaire crue, on introduit dans les autres la même solution de maltose et un poids égal de poudre fermentaire préalablement portée à 120° pendant une heure. Un matras témoin ne renferme que la poudre

mycélienne en suspension dans l'eau distillée. On abandonne à l'étuve à 36° pendant trois jours et on dose :

	Cuivre par cc. Avant inversion :	Après inversion :
Mycélium cru................	26 mg.	50 mg.
— chauffé............	47 —	52 —
Matras témoin...............	traces	traces.

Le dédoublement du maltose est total.

2° *Hydrolyse du tréhalose.* — En trois jours, à la température de 36°, 25 centimètres cubes d'une solution de tréhalose à 1 p. 100 sont complètement hydrolysés par 400 milligrammes de poudre fermentaire.

3° *Hydrolyse du lactose.* — Le dédoublement du lactose à l'aide du mycélium venu sur glucose s'obtient plus difficilement que lorsqu'on s'adresse à la toile mycélienne venue sur lactose. J'ai réussi cependant à mettre en évidence une hydrolyse de 40 p. 100 du lactose primitif, après cinq jours de contact du lactose avec la poudre mycélienne.

4° *Hydrolyse du mélibiose, du turanose et du manninotriose.* — Lorsqu'on met en présence du gentianose, du mélézitose et du stachyose, de menus fragments de mycélium cultivé sur glucose, l'hydrolyse faible de ces trois sucres est rapidement atteinte et le pouvoir réducteur des liquides continue à croître, preuve que le mélibiose, le turanose et le manninotriose sont attaqués à leur tour.

De cet ensemble d'expériences il résulte que le *Botrytis cinerea*, cultivé sur glucose, élabore un nombre considérable de diastases.

La question des relations entre le sucre alimentaire et la diastase sécrétée se trouve en partie résolue, puisque, en l'absence de tout aliment hydrolysable, la moisissure produit des ferments; on peut donc formuler la conclusion suivante : Pour ce qui est des sucres et des enzymes qui s'y rapportent, la *présence, dans le milieu nutritif, d'un sucre donné n'est nullement indispensable pour que le mycélium élabore la diastase correspondant à ce sucre.*

Une seule réserve s'impose, elle se rapporte à la quantité de diastase élaborée; j'ai constaté, par exemple, qu'à poids égal, un mycélium jeune cultivé sur saccharose hydrolyse ce

sucre plus rapidement que ne le fait le mycélium venu sur glucose.

Les faits exposés dans ce chapitre ne sont point, du reste, particuliers aux cultures sur glucose; j'ai répété, avec des myceliums venus sur lévulose, la plupart des expériences précédentes : elles m'ont donné des résultats identiques : cultivé sur lévulose, le *Botrytis* élabore les mêmes ferments des sucres qu'en culture sur glucose. Il est à supposer qu'on aboutirait à des conclusions semblables en étudiant, au point de vue des ferments qu'ils renferment, les myceliums venus sur la plupart des sucres directement assimilables.

II. — Ferments élaborés par le Botrytis cinerea cultivé sur un sucre hydrolysable.

Pour cette seconde partie du problème, je me suis restreint aux sucres suivants : saccharose, maltose, lactose. Ces trois bioses et les enzymes qui leur correspondent présentent entre eux des différences suffisamment accentuées pour qu'il soit permis de tirer, à la suite de cette étude, des conclusions un peu générales.

Voici les questions que je me suis posées :

1° Le *Botrytis* cultivé sur saccharose, n'ayant besoin, par conséquent, pour utiliser le sucre mis à sa disposition, que d'un seul ferment, la sucrase, spécialise-t-il à ce point son pouvoir diastasigène, qu'il ne sécrète aucune autre diastase, en particulier ni maltase, ni lactase?

2° Un mycélium venu sur maltose, renferme-t-il, outre la maltase, de l'invertine et de la lactase?

3° De même, la moisissure élabore-t-elle de la maltase et de l'invertine, lorsque son développement s'effectue sur liquide Raulin ne possèdant, comme sucre, que du lactose?

Dans les recherches qui suivent, je me suis adressé uniquement aux myceliums desséchés et pulvérisés comme source de ferments, en raison des difficultés que l'on éprouve à obtenir des macérés actifs sur le lactose et sur le maltose.

1° *Diastases des cultures sur saccharose.* — Si l'on veut opérer d'une façon rigoureuse, il importe de n'employer que des

mycéliums très jeunes, à l'état de pellicule blanche, récoltés au moment où s'effectue l'inversion rapide du sucre de canne, à l'intérieur du milieu de culture. C'est alors, en effet, que la nécessité où se trouve l'organisme de sécréter une diastase déterminée peut retentir plus efficacement sur l'élaboration des autres ferments. Ce qui se passe dans la suite s'accomplit à un moment où la moisissure végète sur sucre interverti, donc sur un milieu désormais directement assimilable; la première partie de ce chapitre nous a suffisamment renseignés sur les enzymes sécrétés dans ces conditions.

Recueillons le mycélium d'une culture sur saccharose, au moment où s'achève l'interversion du sucre, et mettons-le en contact avec une solution de maltose; en trois jours l'hydrolyse est complète.

Une expérience semblable sur le lactose m'a permis de constater qu'après quatre jours, le tiers seulement du sucre introduit avait été transformé.

2° *Diastases des cultures sur maltose et sur lactose.* — J'ai pu caractériser, à l'intérieur des mycéliums venus sur maltose ou sur lactose, les trois enzymes, invertine, maltase, lactase; il n'existe à ce point de vue, aucune différence essentielle entre les myceliums venus sur glucose et les myceliums obtenus en culture sur lactose ou sur maltose.

Il faut tirer de ces expériences la conclusion suivante : le besoin, pour le *Botrytis*, de sécréter une diastase déterminée, en rapport avec le sucre alimentaire, n'entraîne pas, pour cette moisissure, l'impossibilité de différencier d'autres diastases, sans rapport aucun avec l'aliment.

Pour me rendre plus exactement compte de l'élaboration, en quelque sorte nécessaire, de certaines diastases par la cellule vivante, indépendamment des besoins immédiats de l'organisme, j'ai entrepris des cultures de *Botrytis cinerea* sur milieu Raulin dont l'aliment hydrocarboné était formé à la fois de glucose et de saccharose.

On a fait déjà des expériences de ce genre. C'est ainsi que Wortmann (1), étudiant l'utilisation de l'amidon par les Bacté-

(1) Wortmann. Untersuchungen über das diastasische Ferment der Bacterien. *Zeitschr. f. physiol. Chemie*, VI, p. 287, 1882.

ries, a constaté que toute sécrétion d'amylo-maltase cesse, lorsque, avec l'amidon, on introduit dans le milieu de culture un autre élément hydrocarboné plus facilement assimilable, du glucose par exemple.

Dans les cultures de *Botrytis* sur mélange de saccharose et de glucose, je ne cherche pas à savoir si le sucre de canne finira par être hydrolysé, puisque j'ai établi qu'en l'absence rigoureuse de saccharose, de l'invertine est élaborée par la moisissure végétant sur un milieu pourvu seulement de glucose.

Mais il pourrait arriver que la moisissure fît un choix entre l'élément directement assimilable et celui qui requiert une hydrolyse préalable ; le glucose serait ainsi consommé en premier lieu, et le saccharose hydrolysé, alors seulement que la plante aurait besoin de s'en nourrir.

Les choses se passent tout autrement dans la réalité. J'ai constaté, en effet, que dans toutes les cultures sur mélange de saccharose et de glucose, le sucre de canne est hydrolysé dès le début et tout aussi vite qu'en l'absence complète de glucose, cela, même lorsque le saccharose est en proportion relativement faible par rapport au glucose.

CHAPITRE IV

PROBLÈMES RELATIFS A LA SPÉCIFICITÉ DES FERMENTS DU BOTRYTIS CINEREA

En présence de dédoublements si nombreux opérés dans le groupe des sucres complexes par un même organisme, le *Botrytis cinerea*, on doit nécessairement se poser la question de savoir si chacun de ces ferments caractérisés dans le mycélium possède une individualité propre, ou si, au contraire, il n'existe qu'un petit nombre de ferments types, en relation non plus seulement avec un sucre déterminé, mais avec toute une catégorie de sucres apparentés par leur structure.

Ce problème de la spécificité des diastases est particulièrement délicat, car les ferments dont on se propose de déterminer le nombre nous sont profondément inconnus quant à leur nature chimique ; le seul critérium que nous ayons pour les définir est la propriété qu'ils possèdent d'hydrolyser certaines substances.

Étant donné un macéré capable d'agir sur divers corps hydrolysables, les principales méthodes que l'on ait à sa disposition pour juger du nombre des diastases présentes, consistent à faire disparaître, à atténuer notablement, ou, au contraire, à exalter, par un réactif quelconque, physique ou chimique, l'activité de ce liquide à l'égard de l'une ou l'autre des substances qu'il peut dédoubler. Selon qu'un réactif aura fait varier, dans le même sens ou dans deux sens opposés, l'action hydrolysante du liquide sur deux substances données, on en conclura que les ferments correspondant à ces deux substances sont identiques ou différents.

Il importe tout d'abord de connaître ces méthodes et de se rendre compte du degré de certitude que l'on peut attendre de chacune d'elles.

Il existe une première méthode que les auteurs appellent généralement méthode de *destruction partielle*. Elle consiste à anéantir les propriétés actives d'un macéré vis-à-vis d'une

substance donnée, en respectant son action sur les autres ; on en conclut que le réactif a détruit la diastase correspondante sans toucher aux autres ferments.

Parmi les agents physiques de destruction, la température est celui auquel on a eu plus fréquemment recours. En soumettant à des températures croissantes un liquide à nombreuses actions diastasiques, on voit ces propriétés disparaître à mesure que la température s'élève et l'on peut ainsi établir une échelle des températures fatales. Lorsque les températures mortelles sont suffisamment éloignées, il y a chance qu'on soit véritablement en présence de deux ferments distincts ; mais le plus souvent, la différence est de quelques degrés seulement ; dans ce cas, la température mortelle pour une diastase affaiblit tellement l'autre qu'elle peut à peine manifester son activité.

A la chaleur, on peut substituer d'autres facteurs physiques : la lumière, certaines radiations simples ; parfois, il suffit de laisser vieillir un liquide fermentaire pour observer la disparition de quelques-unes de ses propriétés actives, tandis que d'autres se conservent plus longtemps.

On a recours également à des réactifs chimiques : en milieu trop acétique, par exemple, l'extrait d'amandes amères perd son action sur le lactose en gardant son pouvoir hydrolysant à l'égard de l'amygdaline ; de même, la maltase est entravée dans son action par une dose de chloroforme qui ne gêne en rien le fonctionnement de la sucrase.

C'est ici également qu'il faut mentionner certains procédés par précipitation. En traitant par l'alcool un extrait de Levure actif sur le maltose et sur le saccharose, on obtient un précipité qui n'agit plus sur le maltose bien qu'il intervertisse encore le saccharose ; le ferment correspondant au maltose aurait donc été détruit au cours de la précipitation par l'alcool.

L'objection la plus sérieuse que l'on puisse formuler contre cette méthode de destruction partielle est la suivante : rien ne prouve qu'une même diastase doive répondre, dans tous les cas, d'une façon identique, à l'excitation d'un réactif donné. Soit un liquide actif sur deux substances hydrolysables A et B. Si cette double activité résulte de la présence d'un ferment

unique, il n'est pas évident que les deux systèmes de réaction : ferment + substance A, ferment + substance B, doivent être influencés de la même manière par un facteur tel que la température.

Une seconde méthode dont on fait le plus fréquent usage est la méthode dite de *comparaison*.

En présence d'un liquide exerçant une action hydrolysante sur deux corps différents, on cherche d'autres liquides qui agissent sur l'un de ces corps seulement, à l'exclusion de l'autre. Si les deux actions diastasiques ne sont pas nécessairement simultanées ; si l'on peut, dans certains cas, constater l'une en l'absence de l'autre, on en conclut qu'elles sont dues à deux ferments distincts qui se trouvent tantôt superposés, tantôt isolés dans la nature.

Un grand nombre d'applications de cette méthode sont devenues classiques. A l'époque où l'on pouvait discuter sur l'identité de la sucrase et de l'amylase, Bourquelot constatait que le *Sterigmatocystis nigra*, cultivé sur liquide Raulin, élabore, entre autres ferments, de la sucrase et de l'amylase ; le *Penicillium Duclauxi*, au contraire, végétant sur le même milieu, ne produit que de la sucrase. Duclaux tirait de ces faits la conclusion suivante : si la sucrase se confond avec l'amylase, on ne comprend pas pourquoi les deux actions sur le sucre et l'amidon, qui se trouvent superposées dans l'*Aspergillus niger*, sont dissociées dans le *Penicillium Duclauxi*.

Un autre exemple, plus typique encore, se rapporte à l'émulsine et à la lactase. L'extrait d'amandes amères hydrolyse à la fois le lactose et l'amygdaline (1) ; le Kéfyr, au contraire, agit sur le lactose sans toucher aux glucosides, tandis que le liquide fermentaire du *Sterigmatocystis nigra* attaque l'amygdaline en respectant le lactose. Il existe donc, conclut Bourquelot, dans l'extrait d'amandes amères, deux ferments distincts se rapportant l'un au lactose, l'autre aux glucosides.

C'est à l'aide de la méthode de comparaison que, plus

(1) On sait que Fischer rapportait à un seul ferment, l'émulsine, l'hydrolyse de l'amygdaline et du lactose.

récemment encore, G. Bertrand (1) a caractérisé, dans le liquide fermentaire du *Sterigmatocystis nigra*, une nouvelle diastase : la *cellase*.

Le plus grave reproche que l'on puisse adresser à cette méthode, c'est qu'elle fait intervenir des ferments d'origine souvent très diverse ; or, de plus en plus, on s'aperçoit qu'une même diastase, tout en gardant son caractère essentiel, peut offrir des divergences très accentuées selon qu'elle provient d'une source ou d'une autre. Ces divergences portent principalement sur la température optima, sur la façon de supporter l'action des antiseptiques, sur la dose de prédilection d'acide ou d'alcali.

On a constaté des différences de ce genre entre les pepsines (2), les lipases (3), les amylases (4), les sucrases (5), les émulsines (6) d'origine diverse.

Ces différences créent, évidemment, de sérieuses causes d'erreur dans l'application de la méthode de comparaison. On pourrait, il est vrai, rendre responsables de ces différences non pas le ferment lui-même mais les substances qui l'accompagnent toujours, ces matières étrangères ne restant certainement pas inertes au cours des actions variées que met en jeu la méthode de comparaison.

Cependant il semble que, dans certains cas, ces divergences dans le fonctionnement des diastases, tiennent à la nature même des ferments. C'est notamment ce que Huerre (7) a démontré pour des maltases provenant de diverses espèces de Maïs, en établissant que les caractères différentiels de ces maltases sont indépendants de la quantité d'impuretés associées aux ferments, de la réaction du milieu et de la présence d'éléments chimiques nuisibles ou utiles.

Il ne faut pas s'étonner, dès lors, que la méthode de comparaison conduise presque toujours à la multiplication des

(1) G. Bertrand. *C. R.*, CXLIX, p. 1385, 1909 ; *C. R.*, CL, p. 230, 1910 ; *C. R.*, CLI, p. 402, 1910.
(2) Wroblewski. *Zeitschr. für phys. Chemie*, XXI, p. 1, 1895.
(3) Hanriot. *C. R.*, CXXIV, p. 779, 1897.
(4) Laborde. *Ann. Inst. Pasteur*, 1897, p. 1.
(5) Fernbach. *Thèse*, Paris, p. 67.
(6) Hérissey. Recherches sur l'émulsine. *Thèse de Pharmacie*, Paris, 1899.
(7) Huerre. *Loc. cit.*, p. 38.

diastases. Étant donné un liquide agissant sur plusieurs corps, on arrive facilement à trouver d'autres sources de diastases dont l'efficacité se limite à certaines de ces substances. C'est notamment ce qui s'est présenté pour le maltose, le mélibiose et les α-glucosides. L'extrait de certaines Levures hydrolyse à la fois ces trois corps ; d'autres Levures, comme je l'ai fait remarquer précédemment, attaquent le maltose en respectant le mélibiose ; au contraire, le sérum du sang des mammifères, qui est une source très riche de maltase, n'agit pas sur les glucosides.

Si l'on applique impitoyablement la méthode de comparaison, on dira qu'à chacun de ces trois corps correspond une diastase ayant son individualité propre.

Fischer s'est ému de cette multiplication des diastases, et, dans le cas actuel, il préfère attribuer à un seul ferment, la maltase, les trois actions hydrolysantes signalées ; mais alors il admet plusieurs *espèces* de maltases, les unes agissant à la fois sur le maltose, le mélibiose et les glucosides α, les autres efficaces à l'égard du maltose seulement.

De ces deux interprétations on peut, dans l'état actuel de la science, choisir arbitrairement l'une ou l'autre.

La meilleure conclusion à tirer, à la suite de cette discussion, c'est qu'il faut user avec réserve, dans les recherches concernant la spécificité des diastases, de toute méthode qui fait intervenir des ferments de provenance différente, l'identité de ces ferments étant sujette à contestation.

La méthode des *vitesses de réaction*, imaginée par V. Henri et Larguier des Bancels (1), repose sur des considérations toutes différentes. Soit un liquide fermentaire dans lequel on soupçonne la présence de deux ferments distincts dont chacun est actif sur une substance déterminée. On fait agir ce liquide, à la même dose, sur chacune de ces substances séparément et sur le mélange des deux, en opérant, bien entendu, dans la zone où les concentrations n'exercent plus aucune influence sur la vitesse de réaction. Si les produits de dédoublement,

(1) V. Henri et Larguier des Bancels. *Journ. de Physiol. et de Pathol.* VI, p. 261, 1904.

dans le mélange, représentent la somme de ces mêmes produits dans les deux expériences simples, c'est qu'on se trouve en présence de deux ferments distincts ; supposons, en effet, qu'il n'existât qu'une seule diastase ; elle se partagerait, dans le mélange, entre chacune des deux substances à hydrolyser et les produits d'hydrolyse ne seraient pas plus abondants dans le mélange que dans chacune des expériences simples. Cette méthode est concluante lorsque les résultats sont positifs ; lorsqu'ils sont négatifs, c'est-à-dire lorsque le mélange n'est pas plus attaqué que chacune des substances en particulier, on ne peut affirmer avec certitude qu'il n'existe qu'un seul ferment car l'objection suivante est toujours possible : dans le mélange, chacune des deux substances pourrait, par sa présence, entraver l'hydrolyse de l'autre et, de la sorte, la somme des produits de dédoublement se trouverait abaissée.

On a réuni enfin, sous l'appellation commune de *méthodes de séparation*, un certain nombre de procédés qui visent, sinon à isoler complètement les propriétés diastasiques d'un liquide à activité multiple, du moins à faire apparaître entre elles des différences assez caractérisées pour qu'on puisse les rapporter à des ferments distincts. On s'est adressé, par exemple, à la filtration, à la dialyse, au pouvoir absorbant de certaines substances, à l'entraînement par des précipités de nature diverse.

1° *La filtration.* — Lorsqu'on fait passer une diastase en solution à travers une paroi filtrante telle qu'une bougie de porcelaine, cette solution perd, en général, de ses propriétés actives, une partie du ferment se fixant à la paroi poreuse. Les diverses diastases présentent des degrés dans ce phénomène ; il y a donc là un moyen très simple pour séparer deux diastases.

Évidemment, la méthode est sujette à critique lorsqu'on opère sur des ferments de provenance diverse, car alors les différences observées peuvent tenir, non pas aux diastases elles-mêmes, mais à la nature ou à la quantité des substances étrangères qui les accompagnent. Il n'y a pas lieu de faire cette réserve lorsqu'on étudie les divers enzymes d'un même liquide actif.

Ce procédé a reçu, des travaux de Holderer sur la filtration des diastases en milieu acide ou alcalin, un perfectionnement sérieux. En effet, le pouvoir filtrant des diastases variant avec la réaction du milieu, et ces variations n'étant pas semblables pour les différentes diastases, alors même que deux diastases passent de la même façon à travers filtre, en milieu neutre, il y a lieu d'espérer que, pour une réaction acide ou alcaline, il se manifestera des différences dans la filtrabilité. C'est grâce à ce procédé que G. Bertrand et Holderer (1) ont pu démontrer que, dans le liquide fermentaire du *Sterigmatocystis nigra*, le principe actif vis-à-vis du cellose est différent de l'émulsine contenue dans le même macéré.

On peut objecter que ce procédé fait intervenir un réactif qui, en dehors de toute influence sur la filtrabilité, peut avoir un effet différent sur les deux actions diastasiques que l'on cherche à séparer ; on sait, par exemple, qu'un extrait doué d'activité sur l'amygdaline perd rapidement cette propriété en milieu alcalin. L'objection n'a plus de sens lorsqu'on a préalablement établi que le changement de réaction ne fait apparaître, entre les deux actions fermentaires, aucune différence autre que celle qui se manifeste après filtration.

2° *La dialyse.* — La dialyse peut intervenir de deux manières dans les recherches relatives à la spécificité des ferments.

Sous un premier aspect, la dialyse n'est pas autre chose qu'une méthode de filtration ; certains ferments peuvent traverser le dialyseur, d'autres sont retenus.

Le point de vue spécial à la dialyse consiste à débarrasser les diastases des divers électrolytes qui les accompagnent ; une fois le liquide actif en possession d'une conductivité électrique très faible, on essaye son activité en l'additionnant ou non d'électrolytes donnés en quantités connues. Les propriétés diastasiques d'un liquide peuvent, dans ces divers cas, subir des modifications très variables ; on s'autorise de ces modifications pour établir une distinction entre les ferments que l'on suppose correspondre à ces propriétés. Il faut n'accepter qu'avec réserve les conclusions concernant la distinction des

(1) G. Bertrand et M. Holderer. *C. R.*, CXLIX, p. 230, janvier 1910.

diastases obtenues à l'aide de cette méthode de dialyse, cela pour la raison fondamentale que voici : un même ferment peut être actif sur un sucre en l'absence de tout électrolyte et n'attaquer un autre sucre que s'il existe un électrolyte dans la solution ; pareillement, tel électrolyte peut favoriser l'action d'un ferment sur une substance donnée et ne pas influencer ou, qui plus est, retarder l'action du même ferment sur une autre substance.

3° *Les différences de diffusibité ou de solubilité.* — Cette méthode, excellente en raison de sa simplicité, exploite les différences de diffusibilité ou de solubilité propres aux divers ferments dont on suppose l'existence dans un même liquide actif. Soit un mycélium auquel on a reconnu la propriété d'hydrolyser diverses substances : si l'on prépare, à partir de ce mycélium, le liquide fermentaire par la méthode classique, on risque d'entraîner dans ce liquide certaines diastases, à l'exclusion d'autres qui pourront n'être obtenues qu'après un broyage à fond des cellules ; et le mycélium, après ces deux traitements successifs, possédera peut-être encore des propriétés actives qui n'appartenaient ni à l'extrait mycélien ni au liquide fermentaire. Les diastases du mycélium se seront de la sorte séparées en plusieurs groupes par le seul fait de leur diffusibilité ou de leur solubilité différentes.

Évidemment ce procédé ne saurait être adopté lorsqu'il est question de comparer deux ferments d'origine différente, car rien n'est plus variable que la perméabilité des membranes chez les divers organismes ; mais s'il s'agit des ferments d'un même organisme, le fait que certaines propriétés actives des cellules se communiquent à l'eau de macération, tandis que d'autres restent localisées dans le mycélium, semble bien indiquer une différence essentielle dans la nature des enzymes qui servent de substratum à ces propriétés.

Pour élargir la méthode, on pourrait s'appliquer à varier les véhicules d'extraction. En réalité il n'y aurait à cela aucun intérêt, chaque véhicule pouvant intervenir par son action propre, indépendamment de toute question de solubilité des ferments : c'est un fait classique que les extraits chloroformés se montrent presque incapables d'hydrolyser le

maltose, bien qu'ils soient très efficaces sur le saccharose.

Il faut bien avouer que l'application de toutes ces méthodes conduit, à peu près infailliblement, à la multiplication des ferments ; aussi le catalogue des diastases s'enrichit-il fréquemment d'une nouvelle espèce, dès qu'on réussit à préparer une nouvelle substance hydrolysable.

Les considérations développées par Fischer au sujet des relations qui existent entre la structure des substances hydrolysables et celle des ferments qui les dédoublent, tendraient, au contraire, à atténuer les distinctions entre les diverses diastases en ramenant les enzymes à un petit nombre de types.

D'après les conclusions de ce savant, en effet, une diastase ne limite pas son action à un seul corps, mais son pouvoir de transformation s'étend à tous les corps homologues du premier par leur structure.

Cette hypothèse de Fischer, que le ferment s'adapte à la substance qu'il dédouble comme « la clef à la serrure », pouvait conduire à l'un ou l'autre des deux résultats suivants : ou bien on connaissait la constitution de certains corps et l'on rapportait à un seul ferment la propriété que manifestait un extrait d'hydrolyser tous ces corps ; ou bien on connaissait le ferment, c'est-à-dire qu'on l'avait exempt d'impuretés, et on déclarait identique la structure des différents corps hydrolysés par lui.

Mais pratiquement, ainsi que le fait observer Pottevin (1) dans son Mémoire : *Stéréochimie et diastases*, nous ne savons, à l'heure actuelle, ni séparer les uns des autres et isoler à l'état pur les divers ferments solubles, ni déterminer avec certitude la composition d'un glucoside. En effet, si on considère tous les dérivés du d-glucose, par exemple, ils doivent pouvoir être rangés en deux séries d'homologues, celle des composés α et celle des composés β ; or, il n'existe, en dehors des actions diastasiques, aucun caractère physique ou chimique qui permette, un glucoside étant donné, de décider si sa place est dans l'une ou dans l'autre de ces deux séries. Il faut donc renoncer à la méthode simple qui consisterait à faire agir des diastases pures

(1) Pottevin. *Ann. Inst. Pasteur*. XVII, p. 33, 1903.

sur des composés bien définis et aborder le problème par des voies détournées.

Supposons qu'on se pose la question suivante : L'hydrolyse du maltose et des dérivées du d-fructose est-elle due à un ferment unique, la maltase, ainsi que l'admettait Fischer ? Pour être en droit d'affirmer le contraire, il suffira de trouver un ou plusieurs mélanges diastasiques capables d'hydrolyser le maltose, contenant par conséquent de la maltase, et sans activité sur les dérivés du d-fructose.

C'est donc, encore une fois, à la méthode de comparaison qu'on aura recours, et l'on se heurte de nouveau à toutes les difficultés qui surgissent dès que l'on fait intervenir des ferments de source différente ; toutes les chances sont ici encore en faveur de la multiplication à outrance des ferments.

*
* *

En exploitant ce seul fait que certaines propriétés actives du mycélium de *Botrytis cinerea* sont susceptibles de se transmettre au macéré aqueux tandis que d'autres appartiennent exclusivement à la pulpe, on divise immédiatement en deux groupes les actions diastasiques propres à la moisissure, relativement aux sucres. On en conclut que l'on peut distinguer au moins deux types de ferments dans le mycélium de *Botrytis*.

Préparons un liquide fermentaire à partir de cultures sur glucose parvenues à la fin de leur développement. Nous savons, par le chapitre précédent, que ces mycéliums venus sur glucose possèdent toutes les propriétés actives des mycéliums cultivés sur les différents sucres complexes. Étudions ensuite les diverses actions diastasiques dont est capable le liquide fermentaire.

Les sucres suivants sont hydrolysés à des degrés divers : le saccharose, intégralement ; le raffinose, le stachyose, le mélézitose, jusqu'au stade inversion faible, le gentianose au delà de ce stade.

Il importe de remarquer que l'amygdaline, elle aussi, est hydrolysée par le liquide fermentaire.

. Tous les autres sucres étudiés : maltose, lactose, tréhalose, mélibiose, turanose, manninotriose, résistent à l'action du liquide fermentaire.

Si, au lieu d'opérer avec le liquide fermentaire, on s'adresse à l'extrait mycélien, les résultats sont, à peu de chose près, identiques : les mêmes sucres sont hydrolysés, les mêmes restent inattaqués. Parfois, cependant, un début d'hydrolyse semble se manifester avec certains sucres que n'avait pas touchés le liquide fermentaire. Mais cette action est toujours extrêmement lente et n'aboutit jamais à un dédoublement total ; elle n'est, du reste, pas constante, les extraits, à ce point de vue, se conduisant de façon différente ; on en conçoit facilement la raison : rien n'est aussi peu comparable que deux extraits mycéliens ; leur richesse en ferments dépend à la fois de l'écrasement plus ou moins parfait des cellules, de l'âge des mycéliums, de la filtration, de tout un ensemble de causes qu'on réussit bien difficilement à égaliser dans les différentes expériences.

Prenons maintenant une poudre fermentaire préparée avec des mycéliums venus sur glucose et essayons comparativement son action sur toute la série des sucres précédemment étudiés. Elle est capable d'opérer d'abord tous les dédoublements réalisés à l'aide du liquide fermentaire ou de l'extrait mycélien ; de plus, son efficacité s'étend sur les sucres qui résistent au pouvoir hydrolysant des macérés. En effet, le maltose, le lactose, le tréhalose, le mélibiose, le turanose et le manninotriose sont hydrolysés.

Les diastases élaborées par le *Botrytis cinerea* se partagent donc, par leur diffusibilité, en deux catégories, en admettant que les diverses actions diastasiques constatées aient pour substratum des ferments de nature différente. Dans la première catégorie se placent les enzymes qui s'attaquent au saccharose, au raffinose, au gentianose, au mélézitose et au stachyose ; dans la deuxième on trouve les diastases correspondant au maltose, au lactose, au tréhalose, au mélibiose, au turanose et au manninotriose.

Cette distinction ne repose pas, du reste, sur une séparation rigoureuse des ferments ; en effet, si le liquide fermentaire est

complètement dépourvu des ferments qui, comme la maltase, la lactase, adhèrent énergiquement à la pulpe, la poudre mycélienne, même après plusieurs macérations dans l'eau, renferme encore de l'invertine et toutes les autres diastases présentes dans le liquide fermentaire. Il est presque impossible de débarrasser complètement un mycélium de la sucrase qu'il contient ; il faudrait pour cela pratiquer plusieurs épuisements successifs, au cours desquels les diastases non diffusibles seraient affaiblies sinon détruites totalement.

Mais il n'est pas nécessaire, pour conclure à l'existence de ces deux catégories de ferments, que la poudre fermentaire soit débarrassée complètement des diastases diffusibles ; il suffit de constater l'absence, dans le liquide fermentaire, de toute une série de propriétés actives dont le mycélium est en possession.

On pourrait objecter, à la rigueur, que les diastases diffusibles, telles que l'invertine, restées dans le mycélium, travaillent en présence de substances étrangères variées ; ces substances, étant les matières mêmes dont est formé le contenu cellulaire, pourraient avoir une action favorisante très prononcée ; ainsi s'expliquerait que les diastases de la poudre fermentaire pussent opérer des dédoublements dont ne sont pas capables les macérés.

Si cela était, en ajoutant au liquide fermentaire la poudre mycélienne préalablement passée à l'autoclave, on devrait rendre ce liquide capable d'effectuer tous les dédoublements opérés par la poudre mycélienne ; or, l'expérience m'a démontré que les macérés n'acquièrent, par cette addition, aucune propriété diastasique nouvelle.

Une fois établie cette division en deux catégories des diastases relatives aux sucres, il est nécessaire de rechercher si, à l'intérieur de l'un et l'autre groupe, chaque action hydrolysante est le fait d'une diastase ayant son individualité propre, ou si, au contraire, plusieurs dédoublements sont réalisés par le même enzyme.

I. Diastases du premier groupe.

Considérons, tout d'abord, les actions diastasiques du premier groupe, c'est-à-dire celles dont est capable le liquide fermentaire et qui se rapportent au saccharose, au raffinose, au gentianose, au stachyose et au mélézitose. On aperçoit immédiatement, dans ce premier groupe, quatre substances dont l'hydrolyse par le *Botrytis cinerea* présente une certaine analogie : saccharose, raffinose, stachyose et gentianose. L'analogie consiste dans ce fait que l'hydrolyse de ces quatre polyoses se traduit par le décrochement du lévulose.

Or, le dédoublement du saccharose en une molécule de lévulose et une molécule de glucose sert, depuis longtemps, à définir l'invertine. D'autre part, les premières recherches sur l'hydrolyse du raffinose aboutirent à cette constatation que l'invertine est capable de dédoubler le raffinose au moins partiellement. Comme les sources de ferment auxquelles on s'adressait, les Levures principalement, étaient constamment actives à la fois sur le saccharose et sur le raffinose, on en conclut que l'hydrolyse du raffinose et celle du sucre de canne étaient dues à un ferment unique : l'invertine.

En 1898, Bourquelot (1), après Meyer, retira de la racine fraîche de gentiane un sucre en $C^{18}H^{32}O^{16}$ qu'il nomma gentianose. Bientôt après, il en étudia le dédoublement sous l'influence des divers liquides fermentaires d'origine végétale. Il signala, entre autres conclusions, que l'invertine de Levure déterminait l'hydrolyse partielle du gentianose, caractérisée par le décrochement d'une molécule de lévulose (2).

Peu de temps après, C. Tanret (3) isolait un nouveau polysaccharide, le mannéotétrose, et constatait que l'invertine de Levure transforme ce sucre en un mélange de lévulose et de manninotriose.

Cette similitude d'action de l'invertine de Levure sur ces quatre polyoses devait attirer l'attention, et Bourquelot for-

(1) Bourquelot et Nardin. *C. R.*, CXXVI, p. 280, 1898.
(2) Bourquelot. *C. R.*, CXXVI, p. 1045, février 1898.
(3) C. Tanret. *Bull. Soc. chim.*, t. XXVII, p. 947, 1902 et t. XXIX, p. 888, 1903.

mula cette conclusion générale : « Seuls, les polysaccharides renfermant une molécule de lévulose reliée à une molécule de glucose de la même façon que dans le saccharose, sont attaqués par l'invertine, et cela avec décrochement du lévulose (1). »

L'hydrolyse du saccharose, du raffinose, du stachyose et du gentianose était donc rapportée à un ferment unique, l'invertine.

Des recherches, déjà anciennes, effectuées avec des macérations animales et sur le *raffinose* dont Loiseau (2), dès 1876, avait fixé la véritable constitution, auraient dû mettre en garde contre l'attribution sans réserve à un ferment unique, l'invertine, de l'hydrolyse de ces polyoses. En effet, en 1895, Pautz et Vogel (3) avaient constaté que la muqueuse intestinale du chien n'exerce aucune action sur le raffinose, bien qu'elle soit capable de dédoubler le saccharose ; Fischer et Niebel avaient fait des observations analogues en opérant sur la muqueuse de l'intestin grêle du cheval.

Ces recherches sur les propriétés hydrolysantes des sucs et des macérations d'origine animale se multiplièrent dans ces dernières années (4). Elles aboutirent à la constatation suivante : certaines macérations ou certains sucs digestifs d'origine animale hydrolysent à la fois le saccharose, le raffinose, le gentianose, le stachyose ; d'autres sont actives seulement sur le saccharose : les macérations d'intestin grêle de chien, par exemple, dédoublent le saccharose seulement ; le suc gastro-intestinal d'*Helix* hydrolyse, au contraire, avec la plus grande facilité, non seulement le saccharose, mais le raffinose, le gentianose et le stachyose.

On devrait, en appliquant avec rigueur la méthode de comparaison, conclure de ces faits que l'invertine de l'intestin du chien diffère spécifiquement de l'invertine des mollusques, ou que les mollusques sécrètent un ferment particulier du raffinose, du gentianose et du stachyose, qui n'existe pas dans

(1) Bourquelot et Hérissey. *C. R.*, CXXXV, p. 401, septembre 1902.
(2) Loiseau. *C. R.*, LXXXII, p. 1058.
(3) Pautz et Vogel. *Zeitsch. für Biolog.*, XXXII, p. 304, 1895.
(4) Voir à ce sujet les bibliographies particulières données précédemment et relatives au raffinose, au gentianose et au stachyose.

l'intestin du chien. Bierry (1), notamment, se range à cette seconde alternative et propose de donner le nom de *lévulo-polyase* au ferment qui détermine, dans les trois polyoses, gentianose, raffinose, stachyose, le décrochement de la molécule de lévulose.

Mes recherches sur les actions fermentaires du *Botrytis cinerea* m'ont permis de constater que chaque fois qu'un macéré dédouble le saccharose, il hydrolyse également le raffinose, le stachyose et le gentianose. Il semblerait donc que l'hydrolyse de ces quatre sucres dût être rapportée à une diastase unique.

Pour résoudre le problème, j'ai appliqué au saccharose et au raffinose la méthode des vitesses de réaction. Dans la plupart des cas, ce procédé est impraticable, l'hydrolyse du raffinose étant beaucoup moins rapide que celle du saccharose. Le liquide fermentaire préparé à partir du mycélium de *Botrytis cinerea* ne présente pas cet inconvénient ; j'ai donc pu disposer l'expérience de la façon suivante :

Dix matras, jaugés à 25 centimètres cubes, renferment, en solution dans le liquide fermentaire, respectivement les quantités de sucre que voici :

I	Saccharose...	500 mg.	IV	Raffinose...	500 mg.
II	— ...	1000 —	V	— ...	1000 —
III	— ...	1500 —	VI	— ...	1500 —

VII	Saccharose.	500 +	Raffinose.	500
VIII	—	—	—	—
IX	—	1000 +	—	1000
X	—	—	—	—

Le saccharose est donc introduit à une concentration qui varie de 20 grammes à 60 grammes par litre ; or, dans cette région, la concentration, ainsi que l'a montré V. Henri (2), n'exerce qu'une influence peu sensible sur la vitesse d'hydrolyse.

Les matras sont abandonnés à l'étuve à 37°, retirés après quatre heures de séjour et additionnés d'une goutte de soude pour arrêter l'inversion ; le dosage, effectué sur 5 centimètres cubes, fournit, pour le cuivre réduit, les quantités suivantes :

(1) Bierry. *C. R.*, CXLVIII, p. 950, 5 avril 1909.
(2) V. Henri. *Thèse de doctorat ès sciences*, Paris 1903, p. 75.

I..........	142 mg.	IV.........	139 mg.
II..........	138 —	V.........	139 —
III..........	135	VI.........	140 —

VII................	143 mm.
VIII................	142 —
IX................	141 —
X................	142 —

La quantité de sucre hydrolysé n'est donc pas plus considérable dans les matras renfermant du saccharose et du raffinose que dans ceux qui ne contiennent que l'un ou l'autre de ces sucres. Tout se passe comme si un seul ferment agissait à la fois sur le saccharose et sur le raffinose.

La méthode des vitesses de réaction ne permet donc pas de conclure à une différence entre l'invertine et la raffino-lévulase du *Botrytis cinerea* ; ce n'est pas à dire qu'on soit en droit d'affirmer l'identité de ces ferments ; lorsque le procédé par les vitesses d'inversion conduit à des résultats négatifs, il est difficile, en effet, d'en tirer aucune conclusion rigoureuse. On pourrait par exemple, dans le cas actuel, alléguer une influence retardatrice du saccharose sur le système raffino-lévulase + raffinose, et réciproquement une influence retardatrice du raffinose sur le système invertine + saccharose ; ainsi s'expliquerait que, malgré la présence de deux ferments, le sucre ne soit pas hydrolysé dans les matras renfermant à la fois du saccharose et du raffinose en proportion plus grande que dans les matras qui ne contiennent que l'un ou l'autre de ces sucres.

J'ai eu recours également, dans cette étude de spécificité, à la filtration du liquide actif; un liquide fermentaire, fortement efficace vis-à-vis du saccharose et du raffinose a été filtré à la trompe, à travers une bougie d'alumine ; cette opération affaiblit notablement l'activité du liquide sans l'anéantir complétement.

Si la diastase hydrolysant le saccharose et le raffinose est unique, l'affaiblissement de cette diastase, après filtration, devra être sensiblement le même à l'égard du saccharose et du raffinose ; si, au contraire, il existe deux ferments distincts correspondant à ces deux sucres, on peut concevoir que chacun de ces enzymes passe de façon différente à travers les parois du filtre.

On introduit le filtrat dans des matras jaugés à 25 centimètres cubes, renfermant les uns du saccharose, les autres du raffinose, à raison de 500 milligrammes. On place les matras à l'étuve à 36° durant 5 heures; après quoi on effectue les dosages sur 5 centimètres cubes. On constate un affaiblissement très notable de l'activité diastasique du liquide fermentaire ; on trouve en effet :

Matras à saccharose	32 mg.	de cuivre.
— à raffinose	20	—	—

Toutefois la différence ne paraît pas suffisante pour que l'on puisse conclure, en toute assurance, à une distinction entre le ferment actif sur le saccharose et celui qui dédouble le raffinose.

Je n'ai pas répété ces expériences avec le gentianose et le stachyose. Jusqu'à présent, du reste, on considère qu'un ferment unique détermine l'hydrolyse partielle des trois polysaccharides, raffinose, gentianose et stachyose. Ce que j'ai établi concernant la raffino-lévulase dans ses relations avec l'invertine, peut donc être étendu à la lévulo-polyase.

Il faudrait maintenant rechercher si l'hydrolyse faible du mélézitose est le fait d'une diastase spéciale ou si elle est opérée par l'invertine. Le problème est de la plus haute importance en raison de la constitution même du mélézitose et de la façon dont s'effectue son hydrolyse partielle. Ce triose, en effet, étant formé de trois molécules de glucose, si l'invertine est capable de le dédoubler, il devient impossible d'affirmer que les seuls polysaccharides susceptibles d'être attaqués par l'invertine sont ceux qui renferment une molécule de lévulose reliée à une molécule de glucose de la même façon que dans le saccharose.

Les recherches que j'ai faites dans le but de mettre en évidence une mélézitase différente de l'invertine ne m'ont donné que des résultats négatifs. Chaque fois qu'un liquide fermentaire ou une poudre mycélienne de *Botrytis* sont actifs sur le saccharose et sur le raffinose, ils attaquent également le mélézitose. Cela n'autorise évidemment pas à conclure à l'identité de la mélézitase et de l'invertine. Seule l'expérience des

vitesses de réaction pourrait permettre de trancher la question ; or il est à peu près impossible d'y recourir ici, l'hydrolyse du mélézitose étant lente relativement au dédoublement du saccharose.

La seule conclusion générale qu'il me soit permis de formuler, à la suite de ces recherches, c'est que l'hydrolyse du saccharose, du raffinose, du gentianose, du stachyose et même du mélézitose, sous l'action du liquide fermentaire, semble devoir être attribuée à un ferment unique, l'invertine.

Il faudrait admettre dès lors, entre l'invertine des animaux supérieurs et celle des moisissures, une différence importante : l'invertine des animaux supérieurs ferait une distinction entre le saccharose et les autres polysaccharides, raffinose, gentianose, stachyose, tandis que la sucrase des moisissures, moins spécialisée, hydrolyserait, au même titre, tous ces polyoses.

Nous pouvons occasionnellement examiner les conclusions auxquelles on aboutit en considérant les enzymes comme des réactifs spécifiques de groupements d'atomes. Le cas qui se présente ici est particulièrement intéressant en raison de la ressemblance qui existe entre le saccharose, le raffinose, le gentianose et le stachyose, pour ce qui regarde le mécanisme de leur hydrolyse partielle sous l'action de l'invertine. Cette ressemblance entraîne-t-elle une identité de structure chimique? C'est là le problème.

Bourquelot disait en 1902 : « Seuls les polysaccharides renfermant une molécule de lévulose reliée à une molécule de glucose, de la même façon que dans le saccharose, sont attaqués par l'invertine, et cela avec décrochement du lévulose. » L'auteur avait en vue les quatre polysaccharides : saccharose, raffinose, gentianose, stachyose.

A s'en tenir à la considération des ferment élaborés par les moisissures, par le *Botrytis cinerea* notamment, la proposition énoncée par Bourquelot ne saurait être accusée d'être trop générale ; on pourrait, au contraire, la trouver exclusive puisque rien ne prouve qu'on doive rapporter à une diastase différente de l'invertine l'hydrolyse partielle du mélézitose par le liquide

fermentaire de *Botrytis cinerea*; or, le mélézitose ne renferme pas de lévulose dans sa molécule.

Au contraire, lorsqu'on étudie l'action comparée de divers liquides actifs sur le saccharose, le raffinose, le gentianose, le stachyose, on se heurte à cette difficulté qu'un grand nombre de ces liquides hydrolysent le saccharose sans toucher aux trois autres polyoses.

Dès lors il faut choisir l'une ou l'autre des interprétations suivantes : ou bien les trois polysaccharides, raffinose, gentianose, stachyose, n'ont pas la même constitution que le saccharose, ou bien le ferment qui les hydrolyse est différent de celui qui dédouble le saccharose; tout au moins, il y a lieu de distinguer deux espèces d'invertines, l'une se rapportant au saccharose seulement, l'autre active à la fois sur les quatre polysaccharides.

Le fait que les liquides actifs sur le raffinose le sont également sur le gentianose et sur le stachyose donne à penser que ces deux polysaccharides ont même structure que le raffinose pour ce qui est de l'union du lévulose au reste de la molécule.

Mais il suffirait qu'on signalât un liquide fermentaire capable d'hydrolyser le raffinose seulement, à l'exclusion du gentianose et du stachyose pour que l'identité de structure de ces trois polysaccharides fût remise en question.

On comprend avec quelle réserve il faut conclure de la similitude des actions diastasiques à l'identité de constitution des corps hydrolysés; d'autant plus qu'il est difficile de se rendre compte si les différences constatées dans l'activité de deux invertines d'origine diverse tiennent au ferment lui-même ou aux substances étrangères qui l'accompagnent toujours.

II. — Diastases du second groupe.

Ces diastases seraient les suivantes si chacune d'elles possédait son individualité : maltase, lactase, tréhalase, mélibiase, turanase, manninotriase.

L'étude de ces enzymes, au point de vue de leur spécificité, est rendue difficile par l'obligation où l'on se trouve de n'opérer qu'avec les poudres mycéliennes; de ce chef, la séparation

des diastases par la température est rendue imposible; on ne peut pas davantage appliquer la méthode des vitesses de réaction, les quantités de substances hydrolysées étant proportionnelles à la concentration.

1° *Spécificité de la maltase et de la lactase.* — Plusieurs des enzymes énumérés sont généralement considérés comme parfaitement distincts. Ainsi en est-il de la maltase et de la lactase ; le liquide fermentaire du *Sterigmatocystis nigra*, par exemple, renferme de la maltase sans trace de lactase.

Ces diastases, présentes toutes deux dans le mycélium de *Botrytis*, se distinguent nettement par les caractères suivants : tout d'abord l'action des poudres mycéliennes est beaucoup plus énergique sur le maltose que sur le lactose ; d'autre part, les antiseptiques ne se conduisent pas de la même manière vis-à-vis des deux diastases; le toluène, par exemple, permet à la fois l'hydrolyse du maltose et celle du lactose; le fluorure de sodium, au contraire, retarde notablement l'action de la lactase, sans entraver l'hydrolyse du maltose ; enfin, et cette raison est beaucoup plus décisive, les mycéliums, en vieillissant, perdent facilement leur propriété d'hydrolyser le lactose tout en restant actifs sur le maltose.

On est donc en droit de considérer la maltase et la lactase élaborées par le *Botrytis*, comme deux ferments distincts.

2° *Rapports de la tréhalase avec la lactase et la maltase.* — La tréhalase diffère spécifiquement de la lactase, il n'existe à ce sujet aucune contestation; j'ai souvent constaté, du reste, que des mycéliums ayant perdu, à la suite d'un traitement préalable, toute action sur le lactose, gardaient leur efficacité sur le tréhalose aussi bien que sur le maltose.

Il m'a été, au contraire, impossible de distinguer la tréhalase de la maltase. Ni l'un ni l'autre enzyme ne passe dans les macérés; d'ailleurs, chaque fois qu'une poudre mycélienne de *Botrytis* dédouble le maltose, elle provoque également l'hydrolyse du tréhalose; pour ces raisons, il est permis de penser que la maltase et la tréhalase du *Botrytis cinerea* ne sont qu'un seul et même ferment. Fischer (1) et Bourquelot (2) ont du reste

(1) Fischer. *Ber. d. d. chem. Gesells.*, XXVIII, p. 1429, 1895.
(2) Bourquelot. *C. R.*, CXVI, p. 826.

rapporté à la maltase l'hydrolyse du tréhalose. Cependant Went est arrivé à une conclusion différente : d'après lui, le liquide nutritif de *Monilia sitophila* cultivé sur tréhalose dédouble le maltose seulement, à l'exclusion du lactose; la maltase qu'il renferme est donc inefficace vis-à-vis du tréhalose.

3° *Relations entre la lactase et l'émulsine.* — Depuis que Fischer (1) a signalé, en 1894, ce fait que l'émulsine des amandes dédouble le sucre de lait, les auteurs qui se sont occupés soit de la lactase, soit de l'émulsine, se sont souvent posé le problème des relations existant entre ces deux ferments. Après avoir affirmé nettement qu'une seule et même diastase, l'émulsine, est active à la fois sur l'amygdaline et le lactose, Fischer, à la suite de nouvelles expériences, conçoit des doutes et finalement se demande si l'émulsine des amandes n'est pas un mélange de plusieurs diastases.

En 1895 (2) Bourquelot signalait qu'un échantillon d'émulsine d'amandes préparée par lui et conservée depuis un certain temps au laboratoire présentait une action très efficace sur l'amygdaline sans aucune activité vis-à-vis du lactose.

La même année, Bourquelot et Hérissey (3) montraient que l'émulsine retirée du *Sterigmatocystis nigra* et d'autres champignons, très active sur l'amygdaline, se montre incapable d'hydrolyser le lactose.

En 1899, Hérissey (4) répète les expériences de Fischer et constate comme lui que l'émulsine des amandes hydrolyse le lactose. Par contre, ni le liquide fermentaire du *Sterigmatocystis nigra*, ni le suc de *Polyporus sulfureus* n'ont d'action sur le lactose.

Hérissey conclut, de ces faits, qu'il existe plusieurs espèces de ferments du genre émulsine; en particulier que l'émulsine des amandes et l'émulsine des champignons sont deux espèces différentes, la première possèdant seule la propriété d'attaquer le lactose. Il appuie, du reste, cette distinction sur d'autres considérations : glucosides hydrolysés par l'émulsine du *Sterigmatocystis* et non par l'émulsine d'amandes, différence

(1) Fischer. *Ber. d.d. chem. Gesells.*, XXVII, p. 2991, 1894.
(2) Bourquelot. *Journ. Pharm. et Chimie* (6), II, p. 327, 1895.
(3) Bourquelot et Hérissey. *Journ. Pharm. et Chimie* (6), II, p. 445, 1895.
(4) Hérissey. *Thèse de Pharmacie.* Paris, 1899, p. 63.

dans les vitesses d'hydrolyse suivant que l'on fait agir, sur un même glucoside, l'émulsine d'amandes ou l'émulsine du *Sterigmatocystis nigra*.

D'après les recherches de Pottevin, au contraire, la lactase et l'émulsine sont deux diastases absolument distinctes. Cultivant sur lactose, à la faveur de l'artifice imaginé par Duclaux, le *Sterigmatocystis nigra*, Pottevin constate que le mycélium contient de la lactase ; cette lactase, toutefois, est extrêmement peu diffusible et n'entre en solution qu'après écrasement des cellules. On se trouve, dès lors, en présence des deux données suivantes : le liquide fermentaire du *Sterigmatocystis nigra* hydrolyse l'amygdaline, mais respecte le lactose ; l'extrait mycélien dédouble à la fois ces deux corps ; la conclusion s'impose : le *Sterigmatocystis* différencie de l'émulsine et de la lactase; l'émulsine, plus diffusible, passe dans le liquide fermentaire ; la lactase, adhérente aux contenus cellulaires, n'est mise en liberté qu'à la suite d'un broyage à fond.

La lactase et l'émulsine du *Botrytis cinerea* sont, de même, deux diastases parfaitement distinctes qui se séparent grâce à leur différence de diffusibilité.

En effet, les liquides fermentaires sont constamment actifs vis-à-vis de l'amygdaline, ils n'hydrolysent pas le lactose; les poudres mycéliennes, au contraire, dédoublent à la fois l'amygdaline et le lactose.

Reste maintenant le problème de l'individualité des ferments qui déterminent l'inversion forte des polysaccharides, raffinose, gentianose, mélézitose, stachyose, c'est-à-dire qui sont capables d'hydrolyser le mélibiose, le gentiobiose, le turanose et le manninotriose.

1° *Diastase relative au mélibiose.* — D'après Fischer, l'émulsine d'amandes, qui attaque le lactose, dédouble également le mélibiose.

Il est admis, à l'heure actuelle, que l'émulsine d'amandes hydrolyse le lactose, grâce à un enzyme spécial distinct de celui qui s'adresse à l'amygdaline.

J'ai montré, dans les pages précédentes, que l'émulsine et la lactase élaborées par le *Botrytis cinerea* sont deux ferments

irréductibles; il faut maintenant examiner si l'hydrolyse du mélibiose est attribuable à l'un ou à l'autre de ces enzymes.

Il ne saurait être question d'identifier la mélibiase et l'émulsine; en effet, le liquide fermentaire aussi bien que l'extrait mycélien de *Botrytis*, actifs sur l'amygdaline, sont inefficaces sur le mélibiose; seule, la poudre mycélienne peut déterminer le dédoublement de ce sucre.

La mélibiase et l'émulsine sont donc deux diastases distinctes.

Bourquelot est arrivé aux mêmes conclusions en opérant sur le *Sterigmatocystis nigra*; les liquides fermentaires, toujours très actifs sur l'amygdaline, respectent constamment le mélibiose, ce qui prouve que l'émulsine du *Sterigmatocystis nigra* est incapable d'hydrolyser le mélibiose.

Faudrait-il rapporter à la lactase le dédoublement du mélibiose par le mycélium de *Botrytis*? Cette solution serait d'autant plus séduisante que le mélibiose est formé, comme le lactose, de glucose et de galactose et qu'il possède comme lui une fonction aldéhydique.

De fait, je n'ai jamais réussi à préparer de poudres mycéliennes actives seulement sur l'un des deux sucres, lactose et mélibiose; chaque fois qu'un mycélium avait perdu sa faculté d'hydrolyser le lactose, il était également incapable d'agir sur le mélibiose.

Comme il est impossible de recourir à la méthode des vitesses de réaction, on ne possède, pour trancher la question, que les données, toujours incertaines et trop nettement en faveur de la distinction des ferments, que fournit la méthode de comparaison ; or, cette dernière s'oppose à l'identification de la lactase et de la mélibiase; en effet, la lactase des mammifères, qui dédouble le lactose, est sans efficacité sur le mélibiose; il faut en dire autant de la lactase du Kéfyr. Ces dernières considérations battent en brèche l'hypothèse de Scheibler et Mittelmeier d'après laquelle le glucose serait uni au galactose pour former le mélibiose, de la même façon qu'il l'est dans le lactose.

2° *Diastase relative au gentiobiose.* — D'après Bourquelot, l'émulsine d'amandes détermine le dédoublement du gentio-

biose. Mais ce dédoublement doit-il être attribué à l'émulsine spécifique de l'amygdaline ou à un ferment différent de l'émulsine et contenu dans l'extrait d'amandes, la lactase par exemple ?

Les résultats obtenus par le même auteur avec le *Sterigmatocystis nigra* indiqueraient qu'il s'agit de l'émulsine proprement dite puisque le liquide fermentaire de *Sterigmatocystis* qui ne contient pas de lactase réalise cependant l'hydrolyse totale du gentianose, à moins qu'une gentiobiase spécifique ne soit responsable du dédoublement du gentiobiose.

Je suis arrivé, avec le *Botrytis*, aux mêmes conclusions. La poudre mycélienne de *Botrytis* transforme facilement le gentianose en trois molécules d'hexose.

Le liquide fermentaire effectue, bien qu'avec plus de lenteur, le même dédoublement.

Or, les deux seules diastases caractérisées avec certitude dans le liquide fermentaire sont l'invertine et l'émulsine.

Il est admis que l'invertine ne pousse pas l'inversion du gentianose au delà du stade inversion faible ; l'hydrolyse du gentiobiose doit donc être rapportée à l'émulsine.

3° *Diastases relatives au turanose et au manninotriose.* — Le liquide fermentaire est sans action sur ces deux sucres ; leur dédoublement par la poudre mycélienne n'est donc causé par aucun des enzymes contenus dans les macérés ; on ne peut, par conséquent, l'attribuer ni à l'invertine, ni à l'émulsine.

Existe-t-il, dans le mycélium, des diastases différentes de la maltase, de la lactase, de la mélibiase et spécifiques du turanose et du manninotriose ? Jusqu'à présent je n'ai pu m'en rendre compte.

Ces diastases, en tout cas, seraient, comme la lactase et la maltase, différenciées en petite quantité par le mycélium de *Botrytis*, très fragiles et strictement endocellulaires.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Je résume ici les conclusions les plus générales qui découlent de mon travail.

1° Le *Botrytis cinerea* est susceptible de végéter aux dépens d'un grand nombre de polyoses : saccharose, maltose, lactose, tréhalose, raffinose, mélézitose. Les cultures effectuées sur ces différents sucres ne présentent pas de différences morphologiques très accentuées ; après des débuts, plus ou moins rapides selon que l'hydrolyse du sucre est plus ou moins facile, la moisissure s'organise en une toile mycélienne sur laquelle se dressent le plus souvent, vers la fin de la végétation, des filaments fertiles.

2° Aucun de ces sucres n'est *directement* assimilé par la moisissure ; chacun d'eux subit, antérieurement à son assimilation, une hydrolyse préalable qui le transforme en hexoses *immédiatement* utilisables.

3° Le *Botrytis* élabore divers ferments solubles se rapportant à chacun de ces polysaccharides. Dans le cas des bioses, saccharose, maltose, lactose, tréhalose, il n'intervient, évidemment, qu'une seule diastase ; avec les trioses, tels que le raffinose, deux enzymes doivent exercer successivement leur action : l'une transformant le triose en un mélange d'hexose et de biose, la seconde hydrolysant le biose en deux molécules d'hexose.

4° La présence d'un sucre donné n'est du reste pas indispensable pour que la moisissure différencie l'enzyme qui correspond à ce sucre ; ainsi le mycélium venu sur glucose contient de la sucrase, de la maltase... etc. ; de plus, au moment même où le mycélium cultivé sur saccharose intervertit le plus activement le sucre de canne alimentaire, il élabore d'autres ferments que l'invertine, la maltase par exemple.

5° Outre les bioses et les trioses énumérés et sur lesquels j'ai pu faire des cultures, d'autres sucres, tels que le gentianose, le stachyose, peuvent être hydrolysés par les enzymes du

Botrytis ; le dédoublement complet de ces polysaccharides exige l'intervention successive de deux diastases.

6° Les enzymes relatifs aux sucres peuvent se ramener à deux types, selon qu'ils sont diffusibles ou non : le type *invertine*, parfaitement diffusible, et le type *maltase*, très adhérente à la pulpe. Les ferments du type invertine sont ceux qui déterminent l'hydrolyse faible du raffinose, du mélézitose, du gentianose et du stachyose, auxquels il faut ajouter l'émulsine. Les ferments analogues à la maltase sont, en les supposant tous distincts : la lactase, la tréhalase, la mélibiase, et, en général, ceux qui achèvent l'inversion forte des trisaccharides et du mannéotétrose.

7° Les diastases diffusibles se trouvent évidemment dans les liquides fermentaires ; au contraire, les diastases adhérentes, telles que la maltase, ne passent jamais dans les macérés ; par conséquent, pour les mettre en évidence, c'est aux poudres fermentaires qu'il faut avoir recours.

Il résulte de ceci que l'on prendrait une idée très inexacte des actions diastasiques dont est susceptible une moisissure, si l'on se bornait à examiner l'activité des liquides obtenus par macération du mycélium.

8° Les propriétés de diffusibilité ou d'adhérence, qui divisent les diastases du *Botrytis* en deux groupes, entraînent, à l'état de conséquence plus ou moins rigoureuse, des différences essentielles dans les transformations progressives du polyose alimentaire à l'intérieur du liquide de culture ; de même qu'on peut distinguer deux catégories de diastases, il est possible de ramener les cultures à deux types : les cultures sur saccharose, caractérisées par la présence d'invertine dans le milieu nutritif et l'accumulation, dans ce milieu, des produits d'hydrolyse du saccharose ; les cultures sur maltose, caractérisées par l'absence rigoureuse, dans le liquide nutritif, aussi bien de la maltase que du glucose résultant de l'hydrolyse du maltose.

Les cultures sur triose peuvent offrir successivement ces deux aspects ; c'est ainsi que les cultures sur raffinose présentent une première phase dans laquelle les produits d'hydrolyse, lévulose et mélibiose, apparaissent abondamment dans le

milieu, et une deuxième phase où le mélibiose est utilisé, sans que le glucose et le galactose, résultant de son dédoublement, puissent être caractérisés dans le liquide de culture.

Le type des cultures sur maltose est de beaucoup le plus général avec le *Botrytis*.

9° En ce qui concerne la spécificité des diverses diastases mises en évidence, soit dans la poudre mycélienne, soit dans le liquide fermentaire, j'arrive aux conclusions que voici :

a. L'hydrolyse des quatre polyoses : saccharose, raffinose, gentianose, stachyose, semble être le fait d'un ferment unique, l'invertine, c'est-à-dire qu'il m'a été impossible de mettre en évidence, à côté de la sucrase, une lévulo-polyase à l'activité de laquelle serait dû le dédoublement du raffinose, du gentianose et du stachyose. Que la diastase relative à ces trois polysaccharides soit l'invertine ou un autre ferment, leur hydrolyse partielle est caractérisée par le décrochement de la molécule de lévulose qui entre dans leur constitution.

b. Je n'ai pas réussi davantage à caractériser une mélézitase différente de l'invertine.

c. La maltase et la lactase sont deux diastases distinctes.

d. L'hydrolyse du tréhalose par la poudre mycélienne de *Botrytis* doit, semble-t-il, être rapportée à la maltase.

e. Le dédoublement du gentiobiose est le fait de l'émulsine.

f. La mélibiase se distingue nettement de l'émulsine ; je n'ai pu la séparer de la lactase.

g. Quant à la turanase et à la manninotriase, il n'est pas possible de les identifier avec l'émulsine ; à ne considérer que les documents fournis par le *Botrytis*, on ne trouve pas de raison de les distinguer de la maltase ou de la lactase.

TABLE DES MATIÈRES

87e ANNÉE. — IXe SÉRIE. T. XIII. Nos 3 à 6.

ANNALES
DES
SCIENCES NATURELLES
NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME XIII. — Nos 3 à 6.



PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

1911

PARIS, 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ÉTRANGER, 32 FR.
Ce cahier a été publié en Juin 1911.
Les *Annales des Sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels.

Définition anatomique de l'appareil conducteur.

Dans les plantes vasculaires, l'appareil conducteur est susceptible d'une définition anatomique précise, que nous pouvons exprimer brièvement en disant : *Appareil cribro-vasculaire.* Il est constitué en effet essentiellement par deux sortes d'éléments tout à fait caractéristiques : les tubes criblés et les vaisseaux.

Ces deux sortes d'éléments ont eu dans l'histoire de la Botanique un sort très inégal, car les vaisseaux ont été les premiers éléments distingués dans les végétaux, tandis que les tubes criblés ont été découverts seulement beaucoup plus tard.

PREMIÈRE PARTIE

APERÇU HISTORIQUE SUR LES VAISSEAUX

C'est dès 1661 que Henshaw (1) signala pour la première fois les vaisseaux spiraux dans un végétal.

En 1675, Malpighi (2) les trouvant dans les parties ligneuses de toutes les plantes, leur donna le nom de *trachées*, pendant que Grew les appelait *vaisseaux aériens* (aer vessels) (3).

Leur structure exerça la sagacité des anatomistes et fut l'objet de controverses très vives qui se poursuivirent fort longtemps. Pour expliquer la trachée, Duhamel (4) enroulait un ruban en spirale autour d'un cylindre, puis, retirant le cylindre, il obtenait un tube formé par les circonvolutions du ruban. Si ensuite on tire ce ruban par un bout, il se déroule en forme de tire-bourre reproduisant l'aspect de la *trachée déroulable* qui tint une si grande place dans la plupart des descriptions.

Certains auteurs, tels que Mayer (5), Hedwig (6) soutinrent que le ruban était creux et constituait un second tube très étroit

(1) Birch, The History of the Royal Society of London, 1756, t. Ier, p. 37.
(2) Malpighi, Anatome plantarum, 1675.
(3) Grew, Anatomy of plants, 1682.
(4) Duhamel, Physique des arbres, 1758, t. I.
(5) Mayer, Mémoires sur les vaisseaux des plantes. *Mémoires de l'Acad. des Sc. de Berlin*, 1788-96.
(6) Hedwig, Fondamentum historiae naturalis muscorum frondosorum, Lipsiae, 1782 — De fibrae vegetabilis et animalis ortu, Lipsiae, 1790.

enroulé en spirale autour du premier. Cette opinion, réfutée d'abord par Sénebier (1), par Sprengel (2), fut soutenue à nouveau, il y a peu d'années, par Trécul (3).

Pour D. Moldenhawer les bords du ruban sont soudés par des fibres longitudinales très fines (4), tandis que Bernhardi déclare qu'ils sont reliés entre eux par une mince membrane (5). Mais beaucoup d'auteurs, frappés de la facilité avec laquelle se déroulait le ruban spiral, admettaient encore que ses tours de spire sont simplement juxtaposés, sans interposition d'aucune membrane unissante, quand P. Moldenhawer réussit à mettre en évidence cette membrane en employant la macération dans l'eau (6).

En même temps, cet auteur vit qu'un même vaisseau peut être mi-partie annelé, mi-partie spiralé, confirmant l'existence de certains des vaisseaux mixtes déjà décrits par Mirbel (7). Des vaisseaux offrant plusieurs spires, ou *spiricules*, comme on disait alors, furent signalés par Mirbel, par Rudolphi (8), par Link (9), par Kieser (10).

Treviranus (11) substitue aux termes fendus et poreux, employés auparavant, les termes rayés et ponctués qui conviennent mieux, dit-il, pour cette raison que les raies et les points ne sont pas des perforations.

De Candolle (12) propose de diviser les vaisseaux en vaisseaux spiralés, vaisseaux annulaires ou rayés, vaisseaux ponctués, vaisseaux en chapelets et vaisseaux réticulés ; tandis que Link (13) estime qu'il n'y a pas de différence réelle entre les

(1) Sénebier, Physiologie végétale, Genève, 1800.
(2) Sprengel, Anleitung zur Kenntniss der Gewächse, Halle, 1802.
(3) Trécul Aug., Mémoire sur les formations secondaires dans les cellules végétales (*Ann. des Sc. Nat.*, 4e série, t. II, p. 317, 1854).
(4) Moldenhawer D., De vasis plantarum, 1779.
(5) Bernhardi, Beobachtungen ueber Pflanzengefässe, 1805. Erfurt.
(6) Moldenhawer P., Beiträge zur Anatomie der Pflanzen, 1812.
(7) Mirbel, Traité d'anatomie et de physiologie végétales, an X. — *Mém. de l'Institut*, t. IX, 1804. — Exposition de la théorie de l'organisation végétale, 1809.
(8) Rudolphi, Anatomie der Pflanzen, 1807.
(9) Link, Grundlehren der Anatomie und Physiologie der Pflanzen, Gœttingen, 1807.
(10) Kieser, Mémoire sur l'organisation des plantes, Harlem, 1812.
(11) Treviranus, Von inwendigen Bau der Gewächse und von der Saftbewegung in denselben, Gœttingen, 1806. - Beiträge zur Pflanzenphysiologie.
(12) De Candolle Pyr., Organographie végétale, 1827.
(13) Link, Sur les trachées des plantes. *Ann. des Sc. Nat.*, 1re série, 1831, t. XIII.

trachées, les fausses trachées, les vaisseaux annulaires et les vaisseaux ponctués, tous étant, comme l'a dit déjà Rudolphi, des canaux qui font circuler la sève nourricière à l'intérieur des plantes.

La structure des vaisseaux étant connue, on tenta d'expliquer leur mode de formation. Mirbel (1), dans son mémoire sur le *Marchantia*, revenant au sujet des vaisseaux dont il s'est occupé tant de fois, dit que les trachées à l'origine sont des utricules membraneuses et closes. Plus tard (2), dans les racines, il voit les utricules de la partie centrale, disposées en séries longitudinales, devenir de grands tubes continus, par suite de la disparition des diaphragmes qui primitivement les séparaient l'une de l'autre. Mais les observations de Mirbel étaient accompagnées de descriptions difficilement acceptables.

C'est surtout H. Mohl qui a montré que les vaisseaux proviennent de la fusion de cellules disposées en file, par résorption de leurs parois transversales (3). Dans ses figures sur les Palmiers, on peut voir, aux rétrécissements de la paroi des vaisseaux, la place des cloisons qui formaient les séparations primitives de ces cellules.

Pendant ce temps, les analyses chimiques entreprises par Payen (4) montraient que la transformation spéciale des vaisseaux, ou transformation ligneuse, est produite par l'incrustation d'une substance particulière qui se fait dans la paroi du vaisseau. Cette paroi elle-même, à l'état jeune ou débarrassée de la substance incrustante, étant toujours formée de cellulose.

Le mode de formation étant admis, on proposa successivement diverses hypothèses pour expliquer la manière dont se fait le développement des vaisseaux. D'après Schleiden (5), il y a à distinguer deux périodes dans le développement, celle de la formation et de l'accroissement, et celle de l'épaississement.

(1) Mirbel, Recherches sur le Marchantia polymorpha, 1831.

(2) Mirbel, *Compt. Rend. Acad. des Sc.*, août 1837.

(3) Mohl H., De Palmarum structura, 1831. — Grundzüge der Anat. und Physiol. der vegetabilischen Zelle, 1851.

(4) Payen, Mémoire sur la composition du tissu propre des plantes et du ligneux. *Acad des Sc.*, 1838.

(5) Schleiden, Bemerkungen über Spiralbildungen in der Pflanzenzellen. Flora, t. 43, 1839, et Observations sur les formations spirales dans les cellules végétales. *Ann. des Sc. Nat.*, IIe série, 1840, t. XIII.

Dans la seconde période, il se dépose sur la face intérieure de la paroi une couche nouvelle sous forme d'un ou plusieurs rubans contournés en spirale très dense. Il y a, entre l'épaississement des parois des vaisseaux et leur allongement, la relation suivante. Si la cellule s'étend beaucoup après la naissance de la fibre d'épaississement, elle devient un *vaisseau annulaire*; si elle s'étend un peu moins, elle donne un *vaisseau spiral déroulable*; si elle s'étend moins encore, on a les vaisseaux spiraux ramifiés, *réticulés*, *striés*, *scalariformes*.

Pour Mohl (1), la fibre d'épaississement, au lieu d'être un organisme particulier, autonome, n'était que la membrane secondaire de l'utricule vasculaire divisée dans une direction spirale en une ou plusieurs bandelettes. Il n'y a pas transformation d'un vaisseau spiral en vaisseau annulaire. Dès le début, la membrane secondaire se dépose sous la forme qu'elle doit conserver.

Selon Unger (2), l'utricule vasculaire naît d'abord sous forme d'une cellule à parois minces dont la membrane est parfaitement homogène. C'est sur cette membrane que se dépose à l'intérieur, sous forme d'anneau, de spirale, de réseau, une seconde couche de matière.

Hartig distinguait dans la paroi de l'utricule trois membranes dont l'interne était appelée par lui *Ptychode* (3), et admettait que l'épaississement a lieu par *apposition externe*.

Après lui, Mohl accepte l'existence de l'*utricule primordiale* ou membrane albuminoïde qui produit une *membrane primaire extérieure imperforée*, puis une membrane secondaire munie d'ouvertures ordinairement et formée de couches superposées (4). Mohl précise enfin en disant que sur la surface interne de la membrane primaire se forment des couches secondaires

(1) Mohl H., Ueber den Bau der vegetabilischen Zellmembran. Diss., 1837. — Ueber den Bau der Ringgefässe, Flora, 1839, II; et Recherches sur la structure des vaisseaux annulaires, *Ann. des Sc. Nat.*, IIe série, 1840, t. XIV.

(2) Unger, Genesis der Spiralgefässe, Linnaea, Halle, 1841, et Mémoire sur l'origine des vaisseaux spiraux. *Ann. des Sc. Nat.*, IIe série, 1842, t. XVII.

(3) Hartig Th., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Pflanzen, Berlin, 1843. Traduct. Abrég. *Ann. des Sc. Nat.*, IIIe série, 1843, t. I.

(4) Mohl H., Einige Bemerkungen über den Bau der vegetabilischen Zelle, *Bot. Zeit.*, 1844, p. 273; et Observations sur la cellule végétale. *Ann. des Sc. Nat.*, IVe série, 1845, t. III. — Die vegetabilische Zelle. Handwörterbuch der Physiologie von R. Wagner, 1851.

d'autant plus jeunes qu'elles sont plus centrales. C'est la théorie de l'*apposition interne* très nettement exprimée.

Schacht (1) ajoute que ces couches secondaires sont aussi formées de cellulose et qu'elles ne se déposent pas sur toute la surface de la membrane primaire, mais produisent les pores, les fentes ou les spirales.

Au contraire, Trécul (2) déclare que les couches secondaires ne sont pas dues à des sédiments abandonnés par les liquides contenus dans les cellules, mais à une sécrétion de la membrane primaire.

Enfin Naegeli (3) remplace les théories de l'apposition par sa théorie de la nutrition intime, ou *Intussusception*, qui est confirmée par les observations de Sanio (4), de Hofmeister (5), ainsi que par les recherches de Millardet sur la noix de *Bertholletia* (6) et par un grand nombre d'autres dans la suite,

Les ponctuations entourées d'une zone spéciale qui se trouvent sur certains vaisseaux étaient seules demeurées sans explication satisfaisante, lorsque Schacht expose dans une courte note (7) une interprétation qu'il développe ensuite dans un mémoire spécial (8), où il fait voir que l'aspect aréolé est dû à la forme même des ponctuations en regard.

On croyait, depuis Mohl, que tous les vaisseaux ont le même mode de formation, mais Caspary (9) annonça qu'on confondait, sous le même nom de vaisseaux, des éléments qui ne sont que de longues cellules fermées à leurs extrémités. Afin de distinguer des véritables vaisseaux provenant de la fusion de plusieurs cellules, ces nouveaux éléments, il proposa de les appeler

(1) Schacht, Die Pflanzenzelle, der innere Bau und das Leben der Gewächse, 1852.

(2) Trécul Aug., Mémoire sur les formations secondaires dans les cellules végétales. *Ann. des Sc. Nat.*, IVe série, 1854, t. II.

(3) Naegeli, C., Bot. Unters, I, II, 1862. — Naegeli und Karl Cramer, Pflanzen physiol. Untersuch. Heft II.

(4) Sanio, K., *Bot. Zeit.*, p. 684, 1857.

(5) Hofmeister, Pringsheim's Jahrb., III, 287.

(6) Millardet, Notice pour service à l'histoire du développement en épaisseur des parois cellulaires. *Ann. des Sc. Nat.*, t. VI, 1866.

(7) Schacht, Ueber die Tüpfel der Gefäss-und Holzzellen. *Bot. Zeit.*, 1859.

(8) Schacht, De maculis in plantarum vasis cellulisque lignosis, Bonn, 1860.

(9) Caspary R., Ueber die Gefässbündel der Pflanzen. *Monatsb. d. k. Akad d. Wiss. zu Berlin*, 1862).

cellules conductrices (*Leitzellen*). Il cita un grand nombre de plantes qui sont dépourvues de vrais vaisseaux et où l'on ne trouve que des cellules conductrices.

De son côté, Sanio (1) décrivit une grande variété de formes allant des vaisseaux largement ouverts à de simples cellules ligneuses vasculaires. Il donna à ces dernières le nom de *trachéides*, qui fut par la suite assez généralement adopté.

Plus tard, Sanio (2) rectifia la description de Schacht relative aux ponctuations aréolées, dans lesquelles il constate la persistance de la membrane primaire amincie.

De Bary (3), estimant que le nom de trachée ne préjuge rien et convient en particulier dans tous les cas où l'on ignore si le tube est ouvert ou fermé, emploie ce nom comme terme collectif. Il distingue d'abord les trachées à bandes épaissies, qui comprennent des vaisseaux spiralés, des vaisseaux annelés et des vaisseaux réticulés ; puis des trachées ponctuées et enfin des trachées scalariformes.

Russow (4) ajoute certains détails relatifs aux ponctuations aréolées et Strasburger achève leur histoire (5).

Van Tieghem, qui avait déjà signalé (6) sous le nom de vaisseaux imparfaits des vaisseaux fermés correspondant aux *Leitzellen* de Caspary et aux *trachéides* de Sanio, emploie le terme de vaisseaux dans un sens collectif, distinguant les vaisseaux ouverts ou parfaits et les vaisseaux fermés ou imparfaits, désignés eux-mêmes suivant leurs structures, sous les noms de vaisseaux spiralés, annelés, etc. (7).

Enfin Gwynne-Vaughan (8) déclare que, dans toutes les Fou-

(1) Sanio K., Vergleichende Untersuchungen uber die Elementarorgane des Holzkörpers. *Bot. Zeit.*, 1863.

(2) Sanio K., Anatomie der gemeinen Kiefer (*Pinus silvestris*). Pringsheim's Jarhb., IX, 1873.

(3) De Bary, Vergleichende Anat. der Vegetationsorg. der Phanerogamen und Farne, Leipzig, 1877.

(4) Russow Ed., Zur Kenntniss der Holzes insonderheit des Coniferenholzes. *Bot. Centralb.*, 1883.

(5) Strasburger Ed., Histologische Beitrage, Heft III. Ueber den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen, Iéna, 1891.

(6) Van Tieghem Ph., Anatomie de l'Utriculaire commune. *Ann. des Sc., Nat.*, V^{e} série, t. X, p. 55.

(7) Van Tieghem Ph., Traité de Botanique, Paris, 2e édition, 1891.

(8) Gwynne-Vaughan, On the real Nature of the Tracheae in Ferns. *Ann. of Bot.*, 1908, p. 517.

gères examinées par lui, les éléments désignés sous le nom de trachéides sont en réalité des vaisseaux ouverts, car quand leur membrane primaire n'est pas résorbée, ils sont pourvus de véritables perforations.

APERÇU HISTORIQUE SUR LES TUBES CRIBLÉS

C'est en 1837 seulement que furent signalées (1) les ponctuations particulières (*plaques criblées*) qui valurent à certaines cellules disposées en file, le nom de tubes criblés (*Siebröhren*). Th. Hartig, qui fit leur découverte, les rencontra dans un grand nombre de plantes. Revenant en 1854 sur leur étude, il décrivit les tubes criblés dans une plante (*Cucurbita Pepo*) où ces éléments se présentent avec de grandes dimensions (2).

L'année suivante H. Mohl (3) conteste la perforation des plaques criblées et, pour cette raison, il propose de substituer le nom de *cellules grillagées* (*Gitterzellen*) au nom de *cellules criblées* choisi par Hartig.

Schacht (4) distingue trois sortes de tubes criblés : les uns à cloisons transversales pourvues d'un seul crible ; d'autres à cloisons obliques portant plusieurs cribles ; les autres enfin présentant des cribles sur leurs parois radiales.

Reprenant l'exemple déjà décrit par Hartig, Naegeli (5) donne aux petites cellules qui accompagnent les grands tubes criblés de *Cucurbita Pepo*, le nom de *cellules cambiformes* (*cambiformzellen*).

Wilhelm (6), dans un mémoire consacré aux tubes criblés des Dicotylédones, établit entre autres résultats les conclusions suivantes : Les tubes criblés sont accompagnés d'une cellule sœur que pour cette raison il appelle *cellule compagne* (*Geleit-*

(1) Hartig Th., Vergleich. Untersuch. u. d. Organisation des Stammes d. einh. Waldbaüme, 1837. — Jahresb. des bot. Vereins am Mittel und Niederrhein. Bonn et Coblentz, 1837.

(2) Hartig, Ueber die Querscheidewande der einzelnen Gliedern der Siebröhren in Cucurbita Pepo. *Bot. Zeit.*, 1854.

(3) Mohl H., Einige Andentung über der Bau des Bastes. *Bot. Zeit*, 1855.

(4) Schacht, Der Baum, 3e édition, 1860.

(5) Naegeli C., Ueber die Siebröhren von Cucurbita Pepo. *Sitzungsb. d. b. Akad. d. Wiss. in München*, 1861.

(6) Wilhelm, Beiträge zur Kenntniss des Siebröhrenapparates Dicotylerpflanzen, Leipzig, 1880.

zelle). Ces cellules compagnes sont toujours moins grandes que les tubes criblés qui les touchent. Les plaques criblées multiples (*Vitis*) se comportent comme les cribles simples (*Cucurbita*).

Russow (1) décrit les tubes criblés dans les Cryptogames vasculaires.

De Janczewski (2) distingue trois périodes successives pour les tubes criblés et les périodes ne se correspondraient pas chez les Monocotylédones et les Dicotylédones. En outre, certains tubes criblés, tels que ceux de la Vigne (*Vitis*), se ferment à l'automne par un cal et se rouvrent au printemps.

Russow, à la même époque (3), emploie le bleu d'aniline avec une solution d'iodure de potassium iodé qui montre à travers le cal des stries très fines.

A. Fischer (4) constate qu'il existe des perforations dans la membrane qui sépare les tubes criblés des cellules compagnes. Seulement les cellules compagnes ont un noyau, tandis que les tubes criblés en sont dépourvus.

En 1889 Lecomte (5) déclare qu'on doit aussi considérer comme cellules compagnes les cellules qui sont séparées des tubes criblés par des cloisons tangentielles. En outre, dans le liber primaire des tiges et dans le liber primaire des feuilles, les tubes criblés appartiennent toujours au type Courge.

G. Poirault (6) montre que les plaques criblées des Cryptogames vasculaires sont perforées.

Strasburger (7) décrit chez les Gymnospermes des cellules qui tiennent lieu de cellules compagnes et auxquelles il donne le

(1) Russow, Vergleich. Untersuch. über Leitbundel Kryptogamen, 1872.

(2) Janckzewski (De), Études comparées sur les tubes cribreux. *Mém. Soc. Nat. et Math. de Cherbourg*, t. XXIII, 1882 et *Ann. des Sc. Nat.*, VI[e] série, 1882, t. XIV.

(3) Russow, Bau und Entwickelung der Siebröhren. *Sitzungsb. der Naturf. Gesellsch. Universitat Dorpat.*, 6[e] vol., p. 257 et Sur la structure et le développement des tubes cribreux. *Ann. des Sc. Nat.*, VI[e] série, 1882, t. XIV.

(4) Fischer A., Ueber der Inhalt der Siebröhren in den unverletzten Pflanzen. *Ber. d. d. bot. Gesellschafft*, III, 1885. — Studien über die Siebröhrender Dicotylenblätter. *Ber. der Math. Phys. Classe Konigb. Sachs der Wiss*, 1885.

(5) Lecomte H., Contribution à l'étude du liber des Angiospermes. *Ann. des Sc. Nat.*, VII[e] série, 1889, t. X.

(6) Poirault G., Recherches sur les Cryptogames vasculaires. *Thèse Fac. des Sc.*, *Paris*, 1894.

(7) Strasburger Ed., Ueber den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen, Iena, 1891.

nom de *cellules albuminifères* (*eiweisshaltige Zellen*). Ainsi, les cellules compagnes qui caractérisent le liber des Dicotylédones seraient remplacées par les cellules albuminifères chez les Gymnospermes et manqueraient complètement chez les Cryptogames vasculaires.

En 1895 (1), je montrai que dans le Blé (*Triticum*), on trouve côte à côte un tube criblé de Dicotylédone et un tube criblé de Cryptogame vasculaire, c'est-à-dire un tube criblé avec cellule compagne et un tube criblé sans cellule compagne. Puis je décrivis le mode de formation des premiers tubes criblés chez les Monocotylédones (2).

En 1897 (3), je fis connaître le mode de coloration qui m'avait permis de mettre en évidence les premiers tubes criblés, au moment où ils présentent leur *maximum de différenciation*.

Aussitôt après, Léger (4) annonce qu'il a déjà donné le nom de *différenciation nacrée* à la modification présentée par les tubes criblés et fait ensuite paraître, sur ces éléments, un important mémoire (5) qui obtint un prix décerné par la Faculté des Sciences de Caen.

J'ai fait remarquer (6), que Léger avait bien employé l'expression de différenciation nacrée, dans un cas particulier, après Michalowski (7), après Lignier (8) et après Lesage (9), mais

(1) Chauveaud G., Sur le développement du faisceau libérien de la racine des Graminées. *Bull. du Mus. d'Hist. Nat.*, t. I, 1895. — Sur le mode de formation des faisceaux libériens de la racine des Cypéracées. *Bull. Soc. Bot. de France*, t. XLII, 1895). — Sur le développement des tubes criblés chez les Angiospermes. *Compt. Rend. Acad. des Sc.*, t. CXX, 1895.

(2) Chauveaud G., Recherches sur le mode de formation des tubes criblés dans la racine des Monocotylédones. *Ann. des Sc. Nat.*, VIIIe série, t. IV, 1896.

(3) Chauveaud G., Sur l'évolution des tubes criblés primaires. *Compt. Rend. Acad. des Sc.*, t. CXXV, 1897.

(4) Léger J., Sur la différenciation et le développement des éléments libériens. *Comp. Rend. Acad. des Sc*,, t. CXXV.

(5) Léger J., Origine et caractères généraux des éléments libériens. *Mém. Soc. Linnéenne de Normandie*, t. XIX, 1897.

(6) Chauveaud G., Recherches sur le mode de formation des tubes criblés dans la racine des Dicotylédones. *Ann. des Sc. nat.*, t. XII, p. 334.

(7) Michalowski J., Beitrag zur Anatomie und Entwickelung geschichte von Papaver somniferum. *Inaug. Diss.*, Gratz, 1881.

(8) Lignier O., Rech. sur l'Anat. comp. des Calycanthacées, des Mélastomacées, et des Myrtacées. *Arch. bot. du Nord de la France*, t. III, 1886-1887.

(9) Lesage P., Sur la différenciation du liber dans la racine. *C. R. Acad. des Sc.*, 1891, p. 144.

qu'il ne la considérait pas alors comme une modification caractéristique des tubes criblés, puisqu'il ajoutait cette phrase significative : « Il ne nous a pas encore été possible de reconnaître si ces cellules nacrées présentent les caractères spéciaux des tubes criblés (1). »

En 1899, Perrot a publié une thèse ayant pour sujet le Tissu criblé (2). Dans ce travail, où sont analysés de nombreux mémoires et où sont consignées des observations nouvelles, l'ensemble des résultats acquis à cette époque, dans les diverses parties de ce sujet, se trouve mis au point.

Poursuivant toujours l'étude du mode de formation des premiers tubes criblés, je fis paraître les résultats obtenus chez les Gymnospermes et chez les autres plantes vasculaires (3). Ces résultats montrèrent que les premiers tubes criblés appartiennent à un même type général et que, dans la racine des Fougères en particulier, ils proviennent d'un dédoublement local de l'assise appelée péricycle par les auteurs précédents.

Dans ces divers Mémoires, je n'ai pas adopté les termes de différenciation nacrée, parce que cette expression ne s'applique pas d'une manière spéciale aux tubes criblés, mais peut s'appliquer tout aussi bien à d'autres éléments. Ainsi, les fibres qui sont parfois voisines des tubes criblés présentent un aspect nacré très marqué. Au contraire, ces fibres ne montrent pas le *maximum de différenciation* dont la durée éphémère est tout à fait caractéristique des premiers tubes criblés.

Depuis, j'ai fait connaître une forme de tissu criblé qui présente tous les degrés de différenciation permettant de passer de la cellule de conjonctif au tube criblé le mieux différencié. Afin d'indiquer l'état primitif de ces éléments, je les ai appelés *éléments précurseurs des tubes criblés* (4) ou plus brièvement *tubes précurseurs*, donnant à leur ensemble le nom de *phloème précurseur*.

(1) Léger J., Recherches sur l'appareil végétatif des Papavéracées. *Mém. Soc. Linnéenne de Normandie*, t. XVIII, p. 31.

(2) Perrot, Le Tissu criblé, Paris, Lechevallier, 1899.

(3) Chauveaud G., Recherches sur le mode de formation des tubes criblés dans la racine des Cryptogames vasculaires et des Gymnospermes. *Ann. des Sc. Nat.*, VIIIe série, t. XVIII.

(4) Chauveaud, G. De l'existence d'éléments précurseurs des tubes criblés. *Compt. Rend. Acad. des Sc.*, 30 janvier, 1902.

J'ai trouvé ces éléments dans toutes les Gymnospermes et je les ai décrits dans le cas où ils présentent une différenciation peu marquée (1) ; puis, dans le cas où leur différenciation est au contraire très accusée (2).

Cette forme primitive du tissu criblé ne s'observe qu'au début de l'évolution de l'appareil conducteur. On ne la trouve que là ou la phase alterne est représentée, c'est-à-dire dans la racine et dans la plantule. Ainsi on ne trouve pas de phloème précurseur au-dessus des cotylédons, pas plus dans la tige que dans les feuilles.

APERÇU HISTORIQUE SUR LES FAISCEAUX

Les vaisseaux ainsi que les tubes criblés sont le plus souvent réunis en groupes ou faisceaux. A mesure que se multiplièrent les observations, on s'aperçut que ces groupes présentent des dispositions particulières susceptibles d'une certaine constance, de telle sorte que, dans la suite, l'expression de *faisceau conducteur*, ou de *faisceau vasculaire*, ou tout simplement de *faisceau* acquit un sens de plus en plus précis. Cette précision fut même poussée assez loin, pour que certains auteurs aient appliqué au faisceau une définition mathématique.

Dès 1812, P. Moldenhawer (3) distingua dans les faisceaux de la tige du Maïs une portion vasculaire centrifuge et une portion libérienne centripète.

A ces deux portions, qu'il regarde comme caractéristiques du faisceau (4), H. Mohl en ajoute une troisième composée d'éléments qu'il appelle *vaisseaux propres* (*vasa propria*). Pour cet auteur, chaque faisceau de la tige des Monocotylédones comprend : 1° le liber fibreux ou dur en dehors ; 2° le bois en dedans ; 3° entre eux les vaisseaux propres.

Cette addition de Mohl eut pendant longtemps des conséquences fâcheuses.

(1) Chauveaud G., Développement des éléments précurseurs des tubes criblés dans le *Thuia orientalis*. *Bull. du Mus. d'Hist. Nat.*, 1902, p. 447.

(2) Chauveaud G., Le liber précurseur dans le Sapin Pinsapo (*Abies Pinsapo*). *Ann. des Sc. Nat.*, VIIIe série, t. XIX.

(3) Moldenhawer P., Beiträge zur Anatomie der Pflanzen, 1812.

(4) Mohl H., De Palmarum structura, 1831.

Schleiden (1) estime que les vaisseaux propres de H. Mohl ne sont que du cambium arrêté dans son développement. Il distingue deux sortes de faisceaux : les faisceaux des Monocotylédones, dans lesquels le cambium est ainsi arrêté dans son développement, et les faisceaux des Dicotylédones, dans lesquels le cambium poursuit son développement. Aux premiers, il donne le nom de *faisceaux fermés*, appelant les seconds des *faisceaux ouverts*.

Unger (2) partage l'opinion de Schleiden, tandis que Schacht (3) admet qu'une partie seulement du cambium est arrêtée dans son développement, l'autre partie poursuivant sa transformation. Mais, en outre, Schacht distingue, sous le nom de *faisceaux primaires*, les faisceaux situés contre la moelle, qui seuls possèdent des vaisseaux spiralés, chez les Dicotylédones, et les *faisceaux secondaires*, qui ne sont que des divisions ultérieures des précédents.

En 1855 (4) H. Mohl, étudiant les tubes criblés de Hartig, remarque que la structure du liber est plus complexe qu'on ne le croyait auparavant, quand on le supposait formé simplement de prosenchyme. Il reconnaît que les faisceaux vasculaires des Monocotylédones ont, au fond, la même structure que ceux des Dicotylédones. Ils n'en diffèrent qu'en ce qu'ils n'ont pas comme eux la propriété de s'épaissir par l'addition de couches persistantes entre le bois et l'écorce, parce que la couche de cambium y cesse de bonne heure de produire de nouvelles cellules ; aussi disparaît-elle sans laisser de traces, lorsque les cellules qui la composent sont devenues des organes élémentaires parfaits.

Il déclare enfin que les éléments, situés dans la tige des Monocotylédones, entre les cellules prosenchymateuses du bois et du liber, qu'il avait jadis appelés vaisseaux propres, et qui furent regardés comme du cambium par Mirbel, par Schleiden, par Unger et par Schacht, sont des cellules libériennes et des tubes criblés, c'est-à-dire la partie essentielle du liber.

(1) Schleiden, Grundzüge, I, 1845, 2e édition.
(2) Unger, Anat. und Physiol. der Pflanzen, 1855.
(3) Schacht, Pflanzenzelle, 1852. — Lehrbuch, 1856.
(4) Mohl H., Quelques remarques sur la composition du liber. *Bot. Zeit.*, 1855 et *Ann. des Sc. Nat.*, IVe série, 1856, t. V.

Avec Hanstein (1) commence la recherche du mode de formation du faisceau. Prenant pour point de départ le *méristème terminal*, Hanstein pensa tout d'abord que le cambium d'où proviendront les faisceaux sépare en premier lieu la moelle et l'écorce.

Naegeli (2) fit voir que cette séparation est ultérieure, le méristème terminal produisant des *cordons de cambium* qui deviennent autant de faisceaux *fibro-vasculaires*. Tous les éléments des cordons de cambium se transforment en éléments permanents chez les Cryptogames, tandis qu'une portion de ces éléments demeure à l'état de *cambiforme* chez les Phanérogames.

Le cambiforme est enfermé dans le cordon fibro-vasculaire chez les Monocotylédones, tandis qu'il demeure ouvert chez les Dicotylédones et forme des vaisseaux seulement sur son bord interne.

En outre, Naegeli donne le nom de *phloème* à l'ensemble produit par le cambiforme ou cambium vers l'intérieur, c'est-à-dire le parenchyme, le liber, le liber mou et les cellules criblées. Il donne en même temps le nom de *xylème* à l'ensemble produit par le cambium vers l'intérieur, c'est-à-dire les vaisseaux, le bois, l'aubier et le parenchyme.

Enfin, quand la masse fibro-vasculaire ne présente qu'un seul centre de développement vasculaire, il dit qu'elle est *monarche*; quand elle présente deux ou plusieurs centres de développement vasculaire, il dit qu'elle est *diarche* ou *polyarche*.

Caspary (3) fait connaître la composition du faisceau d'un certain nombre de plantes dépourvues de vaisseaux ouverts.

Sanio (4) se livre à une étude détaillée du bois et distingue trois systèmes d'éléments dans le xylème : 1° des éléments parenchymateux ; 2° des éléments libriformes ; 3° des éléments

(1) Hanstein, Plantarum vascularium folia, caulis radix., 1848. — Untersuch. über d. Bau und d. Entwickelung der Baumrinde, 1853.

(2) Naegeli C., Das Wachsthum des Stammes und der Wurzel bei den Gefässpflanzen und die Anordnung der Gefässtränge im Stengel. *Beiträge zur wissensch. Botanik*, Heft I., 1858.

(3) Caspary R., Ueber die Gefässbundel der Pflanzen. *Bot. Zeit.*, 1862.

(4) Sanio K., Vergleich. Unters, *Bot. Zeit.*, 1863.

trachéens ; ces derniers se subdivisant en vaisseaux et en trachéides. Il insiste ensuite particulièrement sur le mode de formation des éléments nouveaux du phloème et du xylème qui produisent l'accroissement en épaisseur, aux dépens du cambium, et que l'on distingue sous le nom de *formations secondaires*.

Van Tieghem (1) appelle *faisceaux libériens* les groupes de vaisseaux propres qui, dans la racine, alternent avec les *faisceaux vasculaires ou ligneux*.

D'autre part, il réunit ensemble, sous le nom de *faisceaux libéro-ligneux*, les faisceaux libériens et les faisceaux vasculaires de la tige.

Russow (2) donne aux cordons de cambium de Naegeli le nom de *desmogène*, mais le nom de *procambium*, proposé par Sachs, lui sera préféré dans la suite. Au contraire, les noms de *protoxylème* et de *protophloème*, sous lesquels il distingue la première partie différenciée du xylème et du phloème, seront généralement acceptés.

Russow établit deux catégories de faisceaux comprenant ensemble dix-sept types qu'il définit en combinant les diverses manières d'être du protoxylème et du protophloème, ainsi que les différentes directions que présente le développement du xylème et du phloème.

Schwendener (3) distingue sous le nom de *mestome* la partie conductrice du faisceau.

De Bary adopte les principaux types établis par Russow.

Dans son traité classique (4), il distingue en effet le faisceau *concentrique*, le faisceau *collatéral* et le faisceau *radial*. Dans le faisceau concentrique, tantôt le xylème entoure le phloème, comme dans beaucoup de Monocotylédones; tantôt le phloème entoure le xylème, comme dans les Fougères.

(1) Van Tieghem Ph., Recherches sur la symétrie de structure des plantes vasculaires, *Ann. des Sc. Nat.*, 1871.

(2) Russow Ed., Vergleichende Untersuchungen uber Leitbündelkryptogamen. *Mém. de l'Acad. des Sc. de Saint-Pétersbourg*, XIX, 1872. — Betrachtungen uber Leitbündelgewebe, Dorpat, 1875.

(3) Schwendener, Das Mecanische Princip in anatomischen Bau der Monocotylen, Leipzig, 1874.

(4) De Bary A., Vergleich. Anat. der Vegetationsorgan. der Phanerog. and. Farne, Leipzig, 1877.

Dans le faisceau radial, il y a alternance du xylème et du phloème. Dans le faisceau collatéral, le phloème touche d'un côté au xylème.

Enfin, au faisceau collatéral, de Bary ajoute le faisceau *bicollatéral*, qui possède un phloème externe et un phloème interne, comme on le voit chez les Cucurbitacées.

Bertrand (1) publie sa Théorie du faisceau, dont les règles essentielles sont les suivantes :

« Le *centre de différenciation ligneuse* d'une section transversale d'un faisceau est le point de cette section où se montre la première trachée caractérisée. Il est désigné par Δ.

« Le *centre de figure* du faisceau est un point central γ.

« La *règle de différenciation ligneuse des faisceaux* est que dans toute section transversale d'un faisceau primaire, quel que soit le nombre de ses centres de développement Δ, les éléments ligneux caractérisent leurs parois du ou des points Δ vers le point γ.

« La *règle de position libéro-ligneuse* s'énonce ainsi :

« Dans tout faisceau, les massifs libériens caractérisés par les cellules grillagées occupent les positions les plus éloignées possible des lignes de différenciation ligneuse.

« Tout faisceau dont la section centrale transversale ne présente qu'un seul centre de différenciation ligneuse est dit *monocentre*. Celui dont la section présente deux centres est dit *bicentre*, etc. »

Pour Bertrand, le mot faisceau, employé seul, suppose toujours l'existence simultanée du bois et du liber.

Haberlandt (2), suivant la voie inaugurée par Schwendener, partage le faisceau conducteur ou *mestome* en une portion criblée appelée *leptome* et une portion vasculaire appelée *hadrome*. Quand le phloème entoure le xylème, le faisceau est dit *hadrocentrique*. Quand, au contraire, c'est le xylème qui entoure le phloème, le faisceau est dit *leptocentrique*.

Strasburger (3) décrit la structure du faisceau dans un grand

(1) Bertrand E., Théorie du faisceau. *Bull. scientif. du département du Nord*, 2e série, t. III, 1880.

(2) Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie, 1884.

(3) Strasburger Ed., Histologische Beiträge, Heft III, Ueber den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen, Iena, 1891.

nombre de plantes des divers groupes. Il considère les faisceaux des Ptéridophytes comme des formations plus compliquées que les simples faisceaux des Phanérogames avec lesquels ils ne doivent pas être comparés. Il désigne sous le nom de faisceau *amphivasal* le faisceau concentrique de de Bary à liber central, qu'Haberlandt appelle leptocentrique. Ensuite, il applique (1) le nom de faisceau *amphicribral* au faisceau concentrique à xylème interne ou faisceau hadrocentrique. Enfin, d'après lui, les Ptéridophytes, presque sans exception, ne possèdent, ainsi que les Monocotylédones, que des faisceaux fermés, tandis que les Gymnospermes et les Dicotylédones, au contraire, possèdent des faisceaux ouverts.

APERÇU HISTORIQUE SUR LA DISPOSITION DES FAISCEAUX

La disposition des faisceaux a donné lieu à des interprétations inexactes, et l'on peut dire que les théories auxquelles ces interprétations donnèrent naissance ont exercé sur les progrès de la Botanique une influence qui n'a pas toujours été heureuse.

C'est d'abord Daubenton (2) qui crut les faisceaux du centre de la tige des Monocotylédones plus jeunes que les faisceaux périphériques.

Desfontaines (3) confirmant cette opinion, on opposa dès lors les Monocotylédones aux Dicotylédones, sous les noms d'*Endogènes* et d'*Exogènes* proposés par de Candolle (4).

On savait en effet, depuis longtemps, que dans la tige des Dicotylédones, les couches de bois sont d'autant plus jeunes qu'elles sont plus externes, les premières couches ayant seules des vaisseaux déroulables, les autres n'ayant que des vaisseaux non déroulables.

En suivant les faisceaux des Palmiers H. Mohl (5) fit voir que

(1) Strasburger Ed., Noll F., Schenck K. und Schimper, F. W., Lehrbuch der Botanik, Iena, 1895.

(2) Daubenton, Observations sur l'organisation et l'accroissement du bois. *Mém. de l'Acad. des sciences pour 1790*, an V (1907).

(3) Desfontaines, Mémoire sur l'Organisation des Monocotylédones ou plantes à une feuille séminale. *Mém. de l'Institut*, 1798.

(4) De Candolle, Organographie végétale, t. I, p. 138, Paris, 1827.

(5) Mohl H., De Palmarum structura, 1831.

les faisceaux les plus jeunes qui, en haut, se dirigent vers le centre de la tige, se retournent, en bas, vers la périphérie où ils prennent naissance. Ils se montrent par conséquent exogènes comme dans les Dicotylédones, et si cette origine a été méconnue, c'est parce que le trajet de ces faisceaux s'accomplit suivant une surface gauche ainsi que l'indiqua Meneghini (1) quelques années après.

Mohl fit voir, en outre, que, dans la racine des Monocotylédones, les faisceaux vasculaires, au lieu d'être centrifuges, comme dans la tige, sont centripètes et alternent avec des groupes de vaisseaux propres.

Un peu plus tard, Mirbel (2) figure des racines de Monocotylédones où l'on voit nettement cette alternance, mais il décrit les vaisseaux propres de Mohl comme des vaisseaux du bois en voie de formation, et compare encore la disposition des faisceaux de la racine à celle des faisceaux de la tige.

Ceux-là mêmes qui adoptaient les idées de Mohl croyaient d'ailleurs que la racine des Monocotylédones constituait sous ce rapport une exception, à tel point que Schacht, figurant exactement les faisceaux de la racine du *Juglans regia* (3), leur attribue néanmoins le mode de constitution et le mode de développement des faisceaux de la tige, dont ils ne sont, pense-t-il que la portion inférieure.

C'est Naegeli (4) qui, le premier, déclara que les faisceaux vasculaires sont centripètes dans la racine des Dicotylédones, et que leur cambiforme est à côté d'eux ou entre eux, au lieu d'être en dehors d'eux comme dans la tige. Quand la formation vasculaire, après avoir progressé de dehors en dedans, est parvenue au centre de la racine et a constitué le groupe vasculaire primordial, elle se retourne, dit-il, vers l'extérieur. Lorsque l'accroissement en épaisseur continue, il offre désormais, ajoute-t-il, une similitude complète avec la tige, de sorte qu'on peut

(1) Meneghini Giuseppe, Ricerche sulla struttura del caule nelle piante monocotiledoni, Padoue, 1836.

(2) Mirbel, Nouvelles notes sur le Cambium, *Ann. des Sc. Nat.* 2e série, 1839, t. II et *Arch. du Mus.*, t. I.

(3) Schacht, Lehrbuch, II, 1856.

(4) Naegeli C., Das Wachsthum des Stammes und der Wurzel bei den Gefässpfl. *Beit. zur wissensch. Bot.* Leipzig, 1858.

distinguer, pour la racine des Dicotylédones, le même nombre de types d'accroissement que pour les tiges.

En 1866, Van Tieghem (1), étudiant la racine des Aroïdées, assimile, pour la première fois, les *vaisseaux propres* des auteurs précédents à la portion libérienne du faisceau de la tige, montrant que les faisceaux, moins allongés radialement que les faisceaux vasculaires, sont des faisceaux libériens.

C'est après seulement que Naegeli et Leitgeb (2), étudiant le développement et la structure de la racine des Cryptogames vasculaires, admettent implicitement que les faisceaux de cambium et de cambiforme des Dicotylédones et des Monocotylédones sont des productions libériennes analogues aux groupes de cellules qui, chez les Cryptogames vasculaires, alternent avec les faisceaux vasculaires.

Van Tieghem, en 1871 (3), publie son premier mémoire sur la structure des plantes vasculaires. Rappelant les conclusions précédentes de Naegeli, il déclare que très souvent, dans la racine des Dicotylédones, la formation centripète des vaisseaux primitifs s'arrête sur le rayon en laissant au centre un très large espace, ce qui n'empêche pas la production centrifuge des vaisseaux d'avoir lieu ensuite de la même manière. Il en conclut qu'il ne s'agit pas d'un seul développement continu qui, d'abord centripète, deviendrait nécessairement centrifuge, faute d'espace pour se continuer dans le même sens.

Il montre, en outre, que Naegeli a pris pour du cambium les groupes qui alternent avec les faisceaux vasculaires de la racine des Dicotylédones, méconnaissant leur véritable nature de groupes libériens.

Au sujet des Monocotylédones, il fait voir que les faisceaux de cambiforme de Naegeli sont des faisceaux libériens et que ces faisceaux, en outre, sont centripètes et non centrifuges et s'avancent vers le centre moins que les faisceaux vasculaires.

(1) Van Tieghem Ph., Recherches sur la structure des Aroïdées, thèse, Paris. *Ann. des Sc. Nat.*, 5e série, 1866, t. VI.

(2) Naegeli C. und Leitgeb, H., Entstehung und Wachsthum der Wurzeln *Beiträge zur wissensch. Bot.*, Leipzig, 1868.

(3) Van Tieghem Ph., Recherches sur la symétrie de structure des plantes vasculaires. *Ann. des Sc. Nat.*, 5e série, t. XII, 1871.

Il résume ainsi la structure de la racine en ce qui concerne les faisceaux :

« Son cylindre central est formé de faisceaux vasculaires lamelliformes et rayonnants alternes avec autant de faisceaux libériens arrondis ou étalés tangentiellement. Ces deux espèces de faisceaux sont centripètes et séparés les uns des autres par du tissu conjonctif.

« Cette organisation primaire se conserve indéfiniment chez les Cryptogames vasculaires et chez les Monocotylédones dont les racines ne s'épaississent pas.

« Chez les Dicotylédones, les productions secondaires sont formées par des arcs générateurs d'origine conjonctive, qui se développent sur le bord interne des faisceaux libériens primitifs et qui se rejoignent en dehors des faisceaux vasculaires au moyen d'un dédoublement des cellules rhizogènes en une zone génératrice continue et dont le jeu est double, centripète en dehors, centrifuge en dedans. »

La disposition générale des faisceaux dans la racine était désormais établie de façon définitive. Mais il restait à montrer quels rapports unissent entre elles les différentes formes de faisceaux ; en particulier, comment se relient les faisceaux de la racine avec ceux de la tige.

APERÇU HISTORIQUE SUR LE RACCORDEMENT DES FAISCEAUX DE LA TIGE ET DE LA RACINE

On a longtemps attribué une structure particulière à la partie du corps de la plante où se fait l'union de la racine à la tige et on lui donnait le nom de *Collet*.

Pour Lamarck (1), le collet ou *nœud vital* est l'extrémité supérieure de la racine qui est réunie avec la tige lorsque le végétal en est pourvu. Dans les plantes sans tige, les feuilles et les pédoncules des fleurs naissent immédiatement du collet de la racine.

D'après Pyr. de Candolle (2), le collet et l'origine des cotylédons sont deux points fort distincts ; le collet est toujours situé

(1) Lamarck, Encyclopédie méthodique, Botanique, article Collet, 1786.
(2) De Candolle Pyr., Physiologie végétale, t. II.

plus bas, mais à une distance variable des cotylédons. Il est plutôt le point de démarcation entre deux organes qu'il n'est un organe proprement dit.

Aug. de Saint-Hilaire (1) regarde aussi le collet comme la limite de deux organes, mais il ne faut pas croire qu'il se trouve placé immédiatement au-dessous des cotylédons ; souvent il existe, selon lui, plus bas que ceux-ci, un espace assez considérable qui appartient au système supérieur.

Clos attribue au collet (2) toute la portion de l'axe comprise entre les cotylédons d'une part, et la base de la racine désignée par le lieu où commencent à se montrer les rangs réguliers et symétriques des radicelles. C'est dans le collet que, d'après lui, commence la moelle, que les faisceaux fibro-vasculaires descendant de la tige s'unissent de diverses manières et subissent les modifications qui doivent déterminer pour la racine tel ou tel type rhizotaxique. Aussi le collet, en tant qu'organe intermédiaire, participe davantage tantôt de l'anatomie de la souche, tantôt de celle du premier entre-nœud de la tige, et quelquefois enfin il a des caractères anatomiques tout à fait spéciaux. Sa longueur est variable, même dans la même famille : ainsi, dans les Légumineuses, les genres *Phaseolus*, *Dolichos*, *Lupinus* ont un long collet, tandis qu'il est très court dans les *Faba*, *Vicia*, *Pisum*, *Medicago*.

Avec Clos se termine la première période de l'histoire du collet. En effet, jusque-là on croyait à la continuité directe des faisceaux de la tige dans la racine, et par suite à l'identité d'orientation des faisceaux dans la tige et la racine, chez les Dicotylédones. C'est ainsi que Clos (3) et ses contemporains regardaient les faisceaux vasculaires de la racine comme les continuations inférieures des faisceaux de la tige.

Une seconde période commence à partir du moment où Naegeli découvre que la structure des faisceaux vasculaires de la racine des Dicotylédones est inverse de la structure des faisceaux vasculaires de la tige. C'est d'abord Naegeli lui-même (4)

(1) De Saint-Hilaire Aug., Leçons de Botanique, 1840.

(2) Clos, Du Collet dans les plantes. *Ann. des Sc. Nat.*, 3e série, t. XIII, 1849.

(3) Clos, Rhizotaxie anatomique. *Ann. des Sc. Nat.*, 3e série, t. XVIII, 1852.

(4) Naegeli C., *Beiträge zur wissensch. Bot.*, *Leipzig*, 1858.

qui trouve la limite entre la racine principale et la tige très nette à l'intérieur, alors qu'elle est souvent invisible au dehors. Pour lui, contrairement à l'opinion de Clos, le passage de la tige pourvue de moelle à la racine qui en est dépourvue se fait brusquement, comme se fait brusquement le passage de l'arrangement des faisceaux de la tige à l'arrangement des faisceaux de la racine.

Van Tieghem émet d'abord (1) une opinion analogue à celle de Naegeli en considérant le collet comme un plan géométrique.

Mais un peu plus tard (2), cherchant dans le *Tagetes patula* une limite interne entre la tige et la racine, Van Tieghem s'exprime ainsi :

« Quand, par une série de sections à travers la partie supérieure du pivot, on s'approche de sa base, on voit les deux lames vasculaires se séparer au centre à cause du brusque élargissement du cylindre central, tandis que le tissu conjonctif, se développant à mesure, remplit tout l'espace laissé entre elles. Puis chaque lame cunéiforme se scinde en deux suivant son rayon médian et à partir du centre, et il en est de même des deux faisceaux libériens dont les deux moitiés s'écartent simplement l'une de l'autre.

« Chaque moitié de la lame vasculaire primitive tourne alors autour de la pointe commune immobile, c'est-à-dire autour du premier vaisseau formé qui reste en place, et quand la rotation est de 90 degrés, les deux moitiés sont dans le prolongement l'une de l'autre, pointe contre pointe. Elles s'arquent ensuite en dehors, de manière à venir placer leur base élargie contre le bord interne de la moitié correspondante du faisceau libérien, puis elles achèvent de se séparer en isolant leurs pointes du premier vaisseau formé qui demeure en place. Enfin, elles se ramassent sur elles-mêmes en superposition avec les faisceaux libériens, et finissent par tourner vers le centre leurs vaisseaux

(1) Van Tieghem Ph., Recherches sur la symétrie de structure des plantes vasculaires. *Compt. Rend. Ac. des Sc.*, 1869, t. LVIII.

(1) Van Tieghem Ph., Recherches sur la symétrie de structure des plantes vasculaires. *Ann. des Sc. Nat.*, 5e série, t. XII, 1871.

(2) Van Tieghem Ph., Recherches sur les canaux sécréteurs des plantes. *Ann. des Sc. Nat.*, Ve série, t. XVI, 1872.

les plus étroits. Ainsi, pendant que le liber primaire subit un dédoublement et une translation latérale, le bois primaire subit un dédoublement, une translation latérale et une rotation de 180 degrés. Il était centripète, il est devenu centrifuge. Il était alterne avec le liber primaire, il lui est désormais superposé. Nous étions tout à l'heure dans la racine, c'est-à-dire au-dessous de cette limite superficielle dont nous venons de parler : nous sommes maintenant dans la tige, c'est-à-dire au dessus de cette limite, et il y a exacte coïncidence dans les deux passages. Là donc où s'opèrent le dédoublement du faisceau vasculaire ou du bois primaire, la demi-rotation qui le rend centrifuge et la translation latérale qui l'amène à se superposer au bord interne du liber primaire lui-même dédoublé et dévié, là est la limite anatomique, la séparation interne entre la racine et la tige. »

Dodel étudie le même sujet, chez les Dicotylédones seulement (1). En effet, il dit au début de son mémoire :

« Il est bien connu qu'il ne peut être question, chez les Monocotylédones, d'une racine principale, et que les racines de ces plantes sont, sans exception, des racines adventives. Les Monocotylédones se trouvent donc tout d'abord exclues du cadre de ces recherches. »

En conséquence, cet auteur s'adresse pour son étude aux Dicotylédones et il choisit, parmi ces plantes, le groupe qui, à ce point de vue spécial, offre l'organisation qui s'éloigne le plus du type général et qui, par suite, se prête le moins à une interprétation simple.

Il décrit : 1° la division des faisceaux radicaux en passan dans la tigelle ; 2° la torsion des faisceaux vasculaires qui, de centripètes, prennent une direction *tangentielle*, confirmant en ses points essentiels la manière de voir précédemment exposée.

S. Goldsmith (2) recule la limite du collet au-dessus des cotylédons. Elle confirme les résultats de Van Tieghem en ce

(1) DODEL, Der Uebergang des Dicotyledonenstengels in die Pfahlwurzel. *Pringsheim's Jahrbüch.*, 8e vol., 1872.

(2) GOLDSMITH S. (Mlle), Beiträge zur Entwickelungsgesch. Fibrovasalmassen in Stengel und in der Hauptwurzel der Dicotyledonen, Zurich, 1876. Thèse inaugurale.

qui concerne la marche des faisceaux fibro-vasculaires dans l'axe hypocotylé des Dicotylédones.

« Le passage de la tige au pivot s'effectue, dit-elle, chez les Dicotylédones (en ce qui concerne le développement et la direction des faisceaux primordiaux) par une torsion anatomique s'opérant au-dessous des cotylédons. Chez les plantes où la tige ne renferme aucune moelle dans l'entre-nœud inférieur, le développement des faisceaux vasculaires primordiaux peut cependant être centripète-centrifuge (*Vicia sativa*) dans l'entre-nœud inférieur de la tige, et avoir ainsi un caractère intermédiaire entre la direction nettement centripète des faisceaux de la racine, nettement centrifuge des faisceaux de la tige ».

Gérard déclare, dans une première note, que le collet n'est pas un plan géométrique, qu'il occupe une certaine longueur de l'axe hypocotylé (1).

Puis, dans une thèse (2) consacrée à l'étude du passage de la racine à la tige, où il examine un grand nombre de plantes prises parmi les Dicotylédones, les Monocotylédones et les Cryptogames, il donne les conclusions suivantes :

« En résumé le collet plan géométrique n'existe pas.

« *Il existe entre la tige et la racine une région*, plus ou moins étendue selon les végétaux, dans laquelle les éléments de la racine, en s'avançant dans les parties les plus élevées de l'axe, se modifient, se déplacent et prennent peu à peu la configuration, la place et l'importance qu'ils possèdent dans la tige.

« La transformation de chacun des éléments est indépendante des transformations des éléments voisins ; elle peut être continue ou s'opérer en plusieurs temps plus ou moins espacés ; quelquefois lente, elle est ailleurs extrêmement rapide. Le passage peut débuter indifféremment dans l'un ou l'autre élément ; tel qui inaugure ici le passage sera là le dernier à s'adapter. Il résulte de ces faits : 1° que le collet, anatomiquement parlant, se présente, envisagé en ses différents points et

(1) Gérard, Recherches sur la structure de l'axe au-dessous des feuilles chez les Dicotylédones. *Compt. Rend. Ac. des Sc.*, t. XC, 1880.

(2) Gérard, Recherches sur le passage de la racine à la tige. *Ann. des Sc. Nat.*, VIe série, t. XI.

chez plusieurs végétaux à la fois, avec les aspects les plus variés, en nombre incalculable....

« Pris dans ses plus grandes dimensions, le collet peut commencer dans la partie supérieure de la radicule et ne se terminer que dans le quatrième entre-nœud, mais il dépasse rarement les cotylédons (Viciées). Il peut être entièrement localisé dans la radicule, occuper une partie de cet organe et tout ou partie de la tigelle ; enfin, intéressant la tigelle seule, en comprendre la totalité ou une partie seulement. On voit alors avec quelles réserves on doit employer les deux noms de tigelle et de radicule, commodes, il est vrai, dans le style descriptif mais pouvant donner lieu à des idées fausses touchant la structure de ces parties.

« Le plus souvent le passage s'effectue complètement et doucement dans l'axe hypocotylé, mais lorsque les éléments de la racine arrivent aux cotylédons et s'y perdent en entier sans avoir réalisé le type caulinaire, on observe un saut brusque à la base du premier entre-nœud, car l'axe sorti de la gemmule possède toujours les éléments de la tige normalement disposés. »

Vuillemin (1), étudiant le passage de la racine à la tige dans la famille des Composées, trouve que le raccord des systèmes radicaux et caulinaires se fait par l'intermédiaire de la plantule, qui joue en quelque sorte un rôle placentaire. « Tantôt le raccord se fait entièrement dans les cotylédons (*Silybum*, *Calendula*) ; tantôt partie dans les cotylédons, partie dans la tigelle sur les caulinaires qui y plongent et se continuent d'autre part dans la tige (*Zinnia*); tantôt enfin partie dans les cotylédons, partie dans la tigelle comme précédemment, mais les caulinaires qui prennent part à cette soudure se perdent dans les nervures latérales cotylédonaires, partie dans la tige où parviennent seulement deux trachées primitives (*Dahlia*). »

D'après Dangeard (2) la disposition des faisceaux de la racine est sous la dépendance du mode de nervation des cotylédons. Le faisceau libéro-ligneux cotylédonaire, en pénétrant dans la tigelle pour donner insertion à un faisceau ligneux de

(1) VUILLEMIN, Tige des Composées, Paris, Baillière, 1884.

(2) DANGEARD, P.-A., Recherches sur le mode d'union de la tige et de la racine. *Le Botaniste*, 1, 1889, Caen.

racine, se divise en deux moitiés qui restent séparées l'une de l'autre par un intervalle de largeur variable. D'où les conclusions générales suivantes :

1° Quand la racine a deux faisceaux, il y a dans l'axe hypocotylé quatre traces cotylédonaires en deux groupes dont chacun donne insertion à un faisceau ligneux.

2° Quand la racine a quatre faisceaux, il y a dans l'axe hypocotylé huit traces cotylédonaires en quatre groupes dont chacun donne insertion à un faisceau de racine.

Van Tieghem, dans son Traité de botanique (1), distingue trois cas pour le passage de la racine à la tige :

« 1° Les moitiés des faisceaux ligneux s'unissent deux par deux après rotation de 180°, et l'on a autant de faisceaux libéro-ligneux qu'on avait de faisceaux libériens dans la racine. Les longs rayons médullaires correspondent aux faisceaux ligneux de la racine. (Exemples : *Fumaria*, *Dipsacus*).

« 2° Les moitiés des faisceaux ligneux forment avec les moitiés des faisceaux libériens qui se dédoublent deux fois autant de faisceaux libéro-ligneux qu'il y avait de faisceaux ligneux dans la radicule (Haricot, Courge).

« 3° Les faisceaux ligneux se tordent de 180° en restant en place, et ce sont les faisceaux libériens dédoublés qui font tout le chemin pour s'unir en autant de faisceaux libéro-ligneux (*Lathyrus*, *Ervum*, *Phœnix*).

« Toutes les fois qu'il n'y a pas de croissance intercalaire dans la base de la tige ni dans la base de la racine, le raccord des faisceaux est brusque et son plan moyen coïncide avec le collet (Ricin, Haricot, etc.). S'il y a une croissance intercalaire frappant la base de la tige, le raccord se trouve étiré vers le haut, etc. »

Strasburger (2) admet aussi la rotation des faisceaux vasculaires dans leur passage de la racine à la tige. Il décrit en particulier la manière dont ce passage s'effectue dans le *Taxus baccata*.

Miss Sargant (3) décrit un nouveau type de passage de la

(1) Van Tieghem Ph., Traité de Botanique, 2e édit., Paris, 1891, p. 782.

(2) Strasburger Ed., Noll, Schenck und Schimper, Lehrbuch der Botanik, Iena, 1895.

(3) Sargant Ethel, A new type of transition from Stem to Root in the vascular System of Seedlings. *Ann. of Bot.*, vol. XIV, 1900.

tige à la racine, dans *Anemarrhena asphodeloides*, ce qui porte à quatre le nombre des cas distingués pour le passage de la racine à la tige.

Enfin Bonnier (1) dit que, dans leur passage de la tige à la racine, les faisceaux vasculaires se retournent vers l'extérieur afin de se rapprocher des poils radicaux qui apportent l'eau du milieu extérieur. Il explique, en outre, cette rotation vasculaire à l'aide d'une série de figures géométriques.

APERÇU HISTORIQUE SUR LES THÉORIES RELATIVES A LA NATURE DES DIFFÉRENTES PARTIES DU VÉGÉTAL

Dès 1708, La Hire (2), comparant chaque bourgeon à une graine, regarde la production de ce bourgeon comme une plante nouvelle. Pour lui, la portion aérienne de cette plante nouvelle est représentée par la branche, sa racine, enfoncée entre le bois et l'écorce, étant représentée par une portion des couches annuelles.

C'est une hypothèse à peu près semblable qui fut soutenue par C.-F. Mœller (3), par Erasm. Darwin (4), par Cotta (5), puis par J. Meyer (6). Enfin, la théorie que Dupetit-Thouars (7) exposa dans ses *Essais sur la végétation*, attribue pareillement la formation des couches annuelles aux émissions radiculaires des bourgeons.

C.-A. Agardh (8) modifie cette hypothèse en ce sens que le bourgeon se prolonge en autant de queues qu'il y a de paires de feuilles dans le bourgeon, le nombre de ces paires étant égal à celui des feuilles libres, parce que dans chaque paire une feuille est restée dans la tige.

Gœthe (9) développe sa conception de la *Métamorphose*, qui

(1) Bonnier G., Sur l'ordre de formation des éléments du cylindre central de la racine et de la tige. *Compt. Rend. Ac. des Sc.*, t. CXXXI, 1900.

(2) La Hire, Mém. de l'Acad. des Sc. pour 1708, p. 231.

(3) Moeller C.-F., Œconom. Physical. Abhand., t. I et V, 1751.

(4) Darwin Erasm., Phytologia, 1800.

(5) Cotta, Naturbeobachtungen. Weimar, 1806.

(6) Meyer J.-C.-F., Naturgetreue Darstellung. Leipzig, 1808.

(7) Dupetit-Thouars, Essais sur la végétation, 1805-1806.

(8) Agardh C.-A., Essai sur le développement intérieur des plantes, 1829.

(9) Goethe, Versuch. die Metamorphose der Pflanzen zu erklären, 1790. — Zur Morphologie, 1817.

fait dériver d'un seul organe toutes les parties de la plante. Une pousse est pour lui un groupement d'éléments terminés par une feuille ; de sorte que chacun de ces éléments possède en bas la nature caulinaire, en haut la nature foliaire.

D'après Gaudichaud (1), chaque feuille est un individu distinct, qu'il appelle *Phyton*. Une plante est la réunion de phytons qui sont formés chacun de vaisseaux ascendants et de vaisseaux descendants. Les premiers constituent l'étui médullaire; les seconds se partagent en vaisseaux fibreux, qui forment l'écorce, et en vaisseaux du bois, qui produisent les couches annuelles.

Mirbel (2), ayant constaté que le développement des faisceaux vasculaires a lieu vers la feuille, de bas en haut, s'appuie sur ce fait pour combattre la théorie de Gaudichaud.

En réponse, Gaudichaud fait paraître plusieurs Notes (3) afin de prouver que tous les individus ou phytons se forment les uns dans les autres, les uns sur les autres, les uns par les autres, que chacun a son organisation à part, son système vasculaire à part, ses fonctions à part, et avant tout sa vie à part.

Pour Schultz (4), la croissance des plantes se fait uniquement par la répétition des mêmes parties (*anaphytons*), pendant que la croissance des animaux se fait par l'extension des parties déjà présentes.

Lestiboudois (5) montre que l'arrangement des appendices foliaires dépend du nombre des faisceaux fibro-vasculaires de la tige, de leur mode d'épanouissement et des rapports qu'ils présentent. Il estime, en outre, que la racine est l'expansion inférieure des fibres caulinaires, comme les feuilles en sont l'expansion supérieure.

Dix ans plus tard, il publie un second mémoire (6), dans

(1) Gaudichaud, Recherches générales sur l'organographie, la physiologie et l'organogénie des végétaux. *Mém. de l'Acad. des Sc.*, 1841, 2e série, t. XV.

(2) Mirbel, Recherches anatomiques et physiologiques sur quelques végétaux monocotylés. *Ann. des Sc. Nat.*, t. XX, 1843.

(3) Gaudichaud, Troisièmes notes en réponse au mémoire de M. Mirbel, *Ann. des Sc. Nat.*, 3e série, t. I, 1846.

(4) Schultz K.-H., Die Anaphytose oder Verjüngung der Pflanzen. Berlin, 1843.

(5) Lestiboudois Th., Étude sur l'Anatomie et la physiologie des végétaux. *Mém. de la Soc. Royale des Sciences, de l'Agriculture et des Arts de Lille pour l'année 1839.*

(6) Lestiboudois, Phyllotaxie anatomique ou recherches sur les causes organiques des diverses dispositions des feuilles. *Ann. des Sc. Nat.*, t. X, 1848.

lequel il pose en principe que les feuilles des végétaux vasculaires sont formées par l'expansion des faisceaux fibro-vasculaires de la tige. Ces faisceaux n'ont pas même d'autre usage, ajoute-t-il, que de s'épanouir supérieurement en feuilles.

Étudiant des plantes où les feuilles sont disposées de façons différentes, Lestiboudois constate à nouveau que l'arrangement des faisceaux, à l'intérieur de la tige, reflète la disposition que présentent les feuilles de cette tige.

Pour Schacht (1) les faisceaux foliaires partent de la portion interne des faisceaux primaires de la tige et s'accroissent de bas en haut, ainsi que l'a dit Mirbel, se comportant comme des ramifications des faisceaux de la tige.

Mais Trécul déclare (2) que les faisceaux ne montent pas plus de la racine qu'ils ne descendent de la feuille. Ils se forment sur la place où on les observe. En outre, le diamètre des tiges peut s'accroître sans l'intervention des fibres ligneuses et vasculaires descendant soit des feuilles, soit des bourgeons, par conséquent la théorie des phytons doit être complètement abandonnée.

D'après Clos (3), les faisceaux fibro-vasculaires primitifs de la racine sont la continuation inférieure des faisceaux fibro-vasculaires de la tige, dont le nombre se trouve réduit dans le pivot par la confluence de plusieurs en un seul.

Hofmeister (4), constatant que la tige de *Pteris aquilina* offre la même disposition des faisceaux dans son extrémité dépourvue de feuilles et dans sa portion feuillue, en conclut que dans les plantes telles que le *Pteris* les faisceaux ne dépendent pas des feuilles comme chez les Phanérogames.

Hanstein (5), par l'étude du développement des faisceaux, arrive aux mêmes conclusions que Lestiboudois et trouve que la valeur de la divergence dépend du nombre des cordons vascu-

(1) Schacht, Lehrbuch, I, p. 296.

(2) Trécul A., Observations relatives à l'accroissement en diamètre des sujets dicotylédonés ligneux, *Ann.* 3e sér, t. XVII, 1852.

(3) Clos, Rhizotaxie anatomique. *Ann. des Sc. Nat.*, 3e série, t. XVIII, 1852.

(4) Hofmeister, Beiträge zur Kenntniss der Gefässkryptogamen, II, Leipzig, 1857.

(5) Hanstein J., Ueber den Zusammenhang der Blattstellung mit dem Bau des Dicotyledonholzringes. Monatsbericht d. k. Akad. d. Wiss. zu Berlin, 1857 et *Ann. des Sc. Nat.*, 4e série, t. VIII.

laires situés côte à côte. Il pense même que l'anatomie donne la véritable position des feuilles avec plus de certitude que la projection horizontale. Il constate que les faisceaux primordiaux augmentent de grosseur du bas vers le haut et au niveau où ils atteignent leur maximum de grosseur, ils passent tout entiers dans les feuilles, de sorte que, contrairement à l'assertion de Unger, de Schacht, on ne peut pas les considérer comme de simples ramifications de faisceaux qui appartiendraient exclusivement à la tige.

Ces faisceaux primordiaux, réunis à leurs couches secondaires, à leur cambium et à leur liber forment des unités distinctes qu'il appelle *traces de feuilles* (*Blattspur*) et qui jouent jusqu'à un certain point, dans le cercle vasculaire commun, le rôle des feuilles distinctes et séparées.

Mohl (1) estime que personne ne croit à la théorie de Dupetit-Thouars et de ses successeurs qui fait descendre le faisceau vasculaire de la feuille, jusqu'au bout des racines. Comme Schacht, il admet que les faisceaux vasculaires prennent naissance dans la tige et passent ensuite dans les feuilles où se perd leur extrémité supérieure.

Naegeli (2) accepte bien que les cordons de la tige s'épanouissent dans les feuilles et que certains rapports étroits existent entre la disposition des feuilles et l'arrangement des faisceaux dans la tige, mais il ne croit pas à une identité telle que Hanstein l'affirme. D'après ses propres observations, les cordons fibrovasculaires ont un arrangement qui se montre indépendant, dans une certaine mesure, de la disposition des feuilles et dont les lois propres sont encore à examiner et à fixer.

Il existe selon lui trois sortes de faisceaux vasculaires : les *faisceaux communs*, qui dans la tige représentent les traces foliaires de Hanstein, et dont les extrémités supérieures se rendent dans les feuilles ; les *faisceaux caulinaires*, dont les extrémités supérieures vont jusque dans le point végétatif de

(1) Mohl H., Ueber die Cambiumschichte des Stammes der Phanerogamen und ihr Verhältniss zum Dickenwachsthum desselben. *Bot. zeit.*, 1858, p. 185, et Sur la couche de cambium de la tige des Phanérogames et ses rapports avec l'accroissement en épaisseur de cette tige. *Ann. des Sc. Nat.*, 4e sér. t. IX, 1858.

(2) Naegeli, *Beiträge zur wissenschaft. Botanik.* Das Wachsthum des Stammes und Wurzel bei den Gefässpfl., 1858.

la tige, sans pénétrer dans les feuilles ; enfin les *faisceaux foliaires*, qui appartiennent exclusivement aux feuilles.

Pour la tige, Naegeli établit un certain nombre de types de structure appartenant les uns aux Dicotylédones, les autres aux Monocotylédones. Parmi les cinq types qu'il distingue chez les Dicotytédones, il y a un type général très répandu, qui est caractérisé par la disposition en cercle de faisceaux vasculaires à épaississement illimité. Chez les Monocotylédones, il admet deux types seulement.

Pour la racine, elle présente, d'après lui, en dehors de la première période, les mêmes types d'accroissement que la tige en ce qui concerne les Dicotylédones. Chez les Monocotylédones, la racine offre d'abord plus de diversité, le cambium se séparant du parenchyme suivant trois modes différents pour former soit un cylindre solide, soit un cylindre creux, soit des faisceaux épars.

Avec le mémoire de Van Tieghem (1) sur la symétrie de structure des plantes vasculaires paraissent les définitions rigoureuses des différentes parties de la plante.

C. F. Wolff avait bien, dès l'année 1759 (2), regardé la tige et les feuilles comme des parties essentiellement différentes.

Alex. Braun (3) surtout avait insisté sur la différence de nature que possèdent la tige, la racine et la feuille, disant que la morphologie doit avoir pour base la distinction nette et précise de ces trois parties du corps de la plante.

Mais c'est Van Tieghem qui a introduit dans leur définition une précision géométrique. Déclarant que tous les organes des végétaux se rattachent à trois types fondamentaux, la racine, la tige et la feuille, il s'attache à montrer qu'il existe dans chacun de ces trois types des caractères qui permettent de les distinguer; de telle sorte que si l'on se trouve en présence d'un seul fragment de plante, on peut dire avec certitude à quel type appartient le fragment considéré.

(1) Van Tieghem Ph., Mémoire sur les canaux sécréteurs des plantes. *Ann. des Sc. Nat.*, 5e série, t. XVI, 1872.

(2) Wolff, C. F., Theoria generationis, 1759.

(3) Braun Alex., Verjungung in der Natur, 1851. — Das Individuum der Pflanze, Berlin, 1853.

Ainsi, la racine se distingue, d'après lui, par des faisceaux libériens et ligneux alternes, disposés symétriquement par rapport à l'axe.

La tige se distingue par des faisceaux libéro-ligneux, disposés symétriquement par rapport à l'axe.

La feuille se distingue par des faisceaux libéro-ligneux, disposés symétriquement par rapport à un plan.

Hanstein avait récemment signalé la continuité des couches qui, partant du point végétatif des tiges, deviennent des tissus durables (1). C'est ainsi que la couche interne devient le cylindre central, dans la zone externe duquel naissent les cordons fibro-vasculaires. Puis, après ses recherches sur le développement des embryons, il avait confirmé (2) la division du méristème terminal en trois tissus qui sont, de dehors en dedans, le *dermatogène*, le *périblème* et le *plérome*.

Pour Sachs (3), il y avait à considérer, dans le corps de la plante, l'épiderme, le tissu fondamental et les faisceaux vasculaires.

Van Tieghem admet, dans chaque membre de la plante, trois régions : une région externe ou épidermique, une région moyenne ou corticale, et une région interne ou cylindre central.

La limitation qui doit jouer le rôle le plus considérable et qui doit être l'objet ultérieurement des objections les plus nombreuses est celle de la région centrale. Pour fixer cette limite, Van Tieghem choisit l'assise la plus interne de l'écorce, qu'il désigne sous le nom d'*endoderme*. Cette assise est caractérisée spécialement par les plissements échelonnés très courts qui marquent les faces latérales et transverses de ses cellules. Le cylindre central commence par une assise de cellules non plissées alternant régulièrement avec les cellules plissées. Cette alternance, succédant brusquement à la superposition en séries radiales de l'écorce, rend la limite entre l'écorce et le cylindre central toujours très facile à saisir.

Cette division, établie par Van Tieghem, sera généralement

(1) Hanstein I., Die Scheitelzelgruppe in Vegetationspunkt der Phanerogamen. Festsch. die Niederrheinischen Ges. für Natur-und Heilkunde, t. III, 1868.

(2) Hanstein J., Die Entwickelung des Keimes der Monocotylen und Dicotylen. *Hanstein's Bot. Abh.*, I, 1871.

(3) Sachs J., Lehrbuch der Botanik, 1868.

identifiée, dans la suite, avec la division de Hanstein, de sorte que, dans beaucoup d'ouvrages, on accordera exactement la même signification au plérome et au cylindre central d'une part, au périblème et à l'écorce d'autre part.

Reinke (1) attribue à toutes les racines la division du méristème établie par Hanstein pour la radicule, tandis que Strasburger (2), au contraire, ne peut constater cette division dans le méristème des Conifères et des Gnétacées dont il a étudié l'embryogénie.

Russow (3) ne trouve pas davantage cette séparation dans l'embryon de *Vicia Faba* et dans beaucoup de racines non embryonnaires, tandis que Holle, au contraire (4), admet l'existence des trois histogènes de Hanstein.

De Janckzewski, étudiant ce sujet dans deux mémoires successifs (5), au lieu de confirmer la généralisation précédente de Hanstein, distingue plusieurs manières d'être du sommet de la racine.

Warming (6) déclare que, dans un grand nombre de plantes, la division établie par Hanstein n'est pas reconnaissable histologiquement dans le sommet de la tige.

Treub (7) décrit trois types différents pour la racine des Monocotylédones seulement, et Eriksson (8) ajoute quatre types pour la racine des Dicotylédones.

De Bary (9) estime qu'une relation précise entre l'organisation

(1) Reinke J., Untersuchungen über Waschthumsgeschichte und Morphologie der Phanerogamen-Wurzel. *Hanstein's Bot. Abland.*, I, 1871.

(2) Strasburger E., Die Coniferen und die Gnetaceen. Iéna, 1872.

(3) Russow, Vergleich. Untersuch. über Leitbündelkryptog. *Mém. Acad. de Saint-Pétersbourg*, 7e série, t. XIX.

(4) Holle H. |G., Ueber den Vegetationspunkt der Angiospermen-Wurzeln, insbesondere die Haubenbildung. *Bot. Zeit.*, 1876, nos 16, 17.

(5) De Janckzewski E., Recherches sur l'accroissement terminal des racines dans les Phanérogames. *Ann. des Sc. Nat.*, 5e série, t. XX, 1874. — Recherches sur le développement des radicelles. *Ann. des Sc. Nat.*, 5e série, t. XX, 1874.

(6) Warming, Recherches sur la ramification des Phanérogames principalement au point de vue de la partition du point végétatif. Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Skrifter, Femte raekke, Tiende Bind. 1875.

(7) Treub, Le méristime primitif de la racine dans les Monocotylédones. *Musée Bot. de Leide*, t. II, 1876.

(8) Eriksson J., Ueber das Urmeristem der Dicotylen-Wurzeln. *Pringsheim's Jahrb.*, 11, 1878.

(9) De Bary A., Vergleich. Anat., 1877.

primitive du méristème et la formation des tissus définitifs demeure admissible, mais la distinction dès l'origine ne lui paraît pas suffisamment évidente.

Guillaud (1) exprime une opinion analogue en disant qu'on ne reconnaît les cellules destinées à la moelle, au faisceau ou à l'épiderme qu'à une distance du sommet de la tige où se trouve réalisé l'état durable.

Étudiant, d'autre part, le mode de formation des faisceaux qui, dans la tige des Monocotylédones, sont courbés vers son centre, cet auteur voit les premiers vaisseaux et le premier phloème apparaître vers le milieu de la courbure et marcher de là vers la feuille, de bas en haut, et vers la portion inférieure du faisceau, de haut en bas. Aussi, pour lui, la distribution des faisceaux dans les tiges est le résultat de plusieurs facteurs dont le principal est la disposition des feuilles, ou des écailles foliaires, point de départ obligé de ces faisceaux.

Flahault (2) trouve que l'importance attribuée aux initiales, par certains auteurs, est beaucoup trop grande, parce que leur arrangement est susceptible de varier, non seulement d'une espèce à une autre, mais encore avec l'âge et avec l'épaisseur de la racine considérée.

D'après Hegelmaier (3), l'embryon des Crucifères ne montre pas la séparation initiale des trois tissus décrits par Hanstein. On ne la voit pas davantage dans l'embryon des Graminées, selon Nörner (4), pas plus qu'elle n'est révélée par l'embryogénie des Légumineuses, d'après Guignard (5).

Bien plus, pour Weiss (6), chez les Polypodiacées, une même assise peut produire l'endoderme, le péricycle et le

(1) Guillaud A., Recherches sur l'anatomie comparée et le développement des tissus de la tige dans les Monocotylédones. *Ann. des Sc. Nat.*, VIe série, t. V, 1878.

(2) Flahault Ch., Recherches sur l'accroissement terminal de la racine chez les Phanérogames. *Ann. des Sc. Nat.*, 6e série, t. V, 1878.

(3) Hegelmaier F., Vergleichende Untersuchungen uber Entwicklung dicotyledoner Keime mit Berucksichtigung der pseudomonocotyledonen. Stuttgart, 1878.

(4) Nörner K., Beitrag zur Embryoentwicklung der Gramineen. *Flora*, Bd. 64, 1881.

(5) Guignard L., Recherches d'embryogénie végétale comparée. *Ann. des Sc. Nat.*, 6e série, t. XII, 1881.

(6) Weiss J.-E., Ueber die Schutzscheide der Polypodiaceen. *Flora*, 1880.

phloème, fait qui va à l'encontre de la séparation primitive établie par Hanstein.

De même, Schwendener (1) a vu, dans la racine des Phanérogames, un même complexe cellulaire donner à la fois, soit le périblème et le plérome, soit le périblème et le dermatogène.

Bertrand, désirant apporter plus de précision encore dans la distinction établie par Van Tieghem, pour les différents membres de la plante, propose (2) les définitions suivantes :

Une *tige* est un axe dont tous les faisceaux primaires sont monocentres.

Une *racine* est un axe qui ne présente qu'un seul faisceau primaire polycentre.

Un *stipe* est un axe dont tous les faisceaux primaires sont bicentres.

Un *porte-racines* est un axe à un seul faisceau monocentre.

Une *feuille* est un appendice primaire de la tige dont les faisceaux sont monocentres ou des combinaisons plus ou moins compliquées de faisceaux monocentres et de lobes de faisceaux monocentres.

Une *fronde* est un appendice primaire de stipe dont les faisceaux résultent de combinaisons compliquées de lobes de faisceaux bicentres ; plus rarement de faisceaux bicentres entiers.

Trécul (3) montre que les faisceaux des organes floraux, en général, naissent vers le milieu et croissent vers le haut et vers le bas. De ses nombreuses publications sur ce sujet, il résulte que très souvent les premiers vaisseaux naissent, dans les nervures médianes des folioles, avant qu'il en existe dans le pétiole ; très souvent aussi, il naît au bas du pétiole, ou même dans la tige, des vaisseaux qui marchent à la rencontre des vaisseaux descendants et s'unissent avec eux.

(1) Schwendener S., Ueber das Scheitelwachsthum der Phanerogamen-Wurzel. *Sitzungsbericht der K. Preuss. Akad. der Wissensch. zu Berlin*, 1882.

(2) Bertrand C. E., Définition des membres des plantes vasculaires. *Arch. Bot. du Nord de la France*, t. I, 1881.

(3) Trécul Aug., Recherches sur l'ordre d'apparition des premiers vaisseaux dans les organes aériens. *Ann. des Sc. Nat.*, 6e série, t. XII, 1881. — Ordre d'apparition des premiers vaisseaux dans les fleurs de quelques *Tragopogon* et *Scorzonera*. *Compt. Rend. Acad. des Sc.*, t. CXI, 1890. — De la formation des faisceaux des *Æsculus* et des *Pavia* et de l'ordre d'apparition de leurs premiers vaisseaux. *Compt. Rend. Acad. des Sc.*, t. CXII, 1891. — Voir aussi t. CXIV et CXVI.

Delpino (1) est conduit, par l'étude des feuilles disposées en spirale, à déclarer que les tiges sont formées exclusivement par les parties basilaires des feuilles, de telle sorte que les plantes sont en réalité des *Phyllophytes* plutot que des *Cormophytes*.

Il appelle *phyllopodes* les parties de l'axe qui appartiennent à chaque feuille. La feuille et son phyllopode constituent un *mérithalle*. Chaque mérithalle est le produit d'un seul segment de la cellule apicale chez les Cryptogames vasculaires, et il aurait même origine chez les Phanérogames.

Pour P. Groom (2) le dermatogène, toujours distinct chez les Angiospermes, fait souvent défaut chez les Gymnospermes, tandis que le plérome et le périblème n'existent jamais chez ces derniers et se montrent rarement chez les premiers.

Van Tieghem (3) distingue dans la tige, à la phériphérie du cylindre central, une zone spéciale à laquelle il donne le nom de *péricycle*.

Peu après, L. Morot (4) publie une étude spéciale de cette zone chez les Phanérogames et distingue le *péricycle homogène*, le *péricycle hétérogène* et le *péricycle incomplet*.

Alors paraît le mémoire qui sert de base à la théorie stélique (5). Dans ce mémoire, Van Tieghem appliquant le nom de *stèle*, qu'il avait donné au cylindre central (6), distingue, pour la tige, plusieurs types de structure.

Quand la tige, en coupe transversale, possède une seule stèle, c'est la *monostélie*.

Quand elle possède plusieurs stèles, c'est la *polystélie*.

Quand elle possède simplement des faisceaux non reliés en cylindre central, c'est l'*astélie*.

(1) Delpino F., Teoria generale della fillotassia. *Atti della reale Università di Genova*. Vol. IV. Parte II, 1883.

(2) Groom P., Ueber den Vegetationspunkt der Phanerogamen. *Ber. der d. Bot. Gesells.* Bd. 3. 1885.

(3) Van Tieghem Ph., Sur quelques points de l'anatomie des Cucurbitacées, *Bull. Soc. bot. de France*, 1882, t. XXIX, p. 280. — Traité de Botanique, 1re édit., Paris, p. 731, 743.

(4) Morot L., Recherches sur le péricycle ou couche périphérique du cylindre central chez les Phanérogames. *Ann. des Sc. Nat.*, 5e série, t. XX, 1885.

(5) Van Tieghem et Douliot, sur la Polystélie. *Ann. des Sc. Nat.*, 7e série, t. III, 1886.

(6) Van Tieghem Ph., Structure de la tige des Primevères nouvelles du Yun-Nan. *Bull. Soc. Bot. de France*, t. XXXIII, p. 95, 1886.

La polystélie dérive de la monostélie par division répétée. L'astélie provient, suivant les cas, de la monostélie par dissociation, ou de la polystélie par réduction. La monostélie, bien qu'elle soit toujours le mode primitif, peut cependant aussi dériver de l'astélie par association latérale ou de la polystélie par association latérale suivie de réduction.

Quand les stèles en s'anastomosant entre elles ne forment que de larges mailles, elles paraissent le plus souvent isolées en coupes transversales. C'est la *polystélie dialystèle*. Quand elles forment des mailles étroites, elles paraissent souvent unies en arc ou même en anneau. C'est la *polystélie gamostèle*.

De ses recherches sur les Calycanthacées, les Mélastomacées et les Myrtacées (1), Lignier conclut que, des trois tissus primitifs de Hanstein, seul le dermatogène a une existence générale.

En outre, il regarde le système libéro-ligneux primaire de la tige comme formé par la réunion des extrémités inférieures d'un plus ou moins grand nombre de systèmes libéro-ligneux foliaires, primitivement indépendants les uns des autres. Leurs faisceaux, d'après lui, se seraient différenciés peu à peu de haut en bas, à partir de la base de la feuille dont ils dépendent, et ils se seraient soudés les uns aux autres là où ce mode de différenciation les faisait se rencontrer.

Van Tieghem (2) montre que dans la tige des Cryptogames vasculaires, l'assise plissée est bien, comme chez les Phanérogames, l'assise la plus interne de l'écorce, et mérite par conséquent le nom d'endoderme, contrairement à l'opinion de Russow et de Treub, qui la regardent comme sous-endodermique ; contrairement aussi à de Janckzewski et à Lachmann, qui la rattachent au faisceau.

Peu après (3), il fait remarquer que dans diverses Cryptogames vasculaires, l'endoderme de la tige se dédouble en dedans des plissements, de sorte que la limite de la stèle, dans ces cas,

(1) LIGNIER O., Recherches sur l'anatomie comparée des Calycanthacées, des Mélastomacées et des Myrtacées, Paris, 1887.

(2) VAN TIEGHEM PH., Sur la limite du cylindre central et de l'écorce dans les Cryptogames vasculaires. *Journ. de Bot.*, 1888.

(3) VAN TIEGHEM PH., Sur le dédoublement de l'endoderme dans les Cryptogames vasculaires. *Journ. de Bot.*, 1888.

se trouve séparée de l'assise plissée par l'assise interne provenant de ce dédoublement.

Cette même année, il publie, en collaboration avec H. Douliot, un mémoire considérable (1), qui a pour principal résultat de ramener à un même type général de structure les nombreux types de racines distingués par les auteurs précédents.

Douliot (2) décrit les initiales de trois tissus superposés dans le méristème de la tige des Angiospermes. Mais, revenant l'année suivante (3) sur la tige des Graminées, où il avait signalé précédemment trois sortes d'initiales, il maintient l'existence de deux sortes d'initiales seulement dans son méristème terminal,

Van Tieghem (4) propose de nommer, *péridesme*, dans les cas où la structure est astélique, la portion du conjonctif qui entoure chaque faisceau libéroligneux et qui comprend une partie de péricycle, une partie de moelle et une partie de rayons.

Scott (5), étudiant l'origine de la polystélie chez les Dicotylédones, suppose que les plantes qui la présentent proviennent d'ancêtres aquatiques et ont acquis cette structure spéciale en revenant à la vie terrestre.

Strasburger (6) attribue au mot endoderme une signification purement histologique, aussi il emploie ce mot pour désigner l'assise dont les cellules présentent les ponctuations de Caspary. Mais comme « l'assise la plus interne de l'écorce » est une désignation morphologique, il réserve à cette assise le nom de *phlœoterme*.

En outre, la structure dite astélique est produite, selon lui, par fragmentation de la stèle primitive, c'est pourquoi il la désigne sous le nom de *schizostélie*.

Enfin, il donne le nom de *stélolemme* à la portion de tissu

(1) Ph. Van Tieghem et H. Douliot, Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes dans les plantes vasculaires. *Ann. des Sc. Nat.*, 7e série, t. VIII, 1888.

(2) Douliot H., Recherches sur la croissance terminale de la tige des Phanérogames. *Ann. des Sc. Nat.*, 7e série, t. XI, 1890.

(3) Douliot H., Recherches sur la croissance terminale de la tige et de la feuille chez les Graminées. *Ann. des Sc. Nat.*, t. XIII, 1891.

(4) Van Tieghem Ph., Péricycle et péridesme. *Journal de Bot.*, 1890.

(5) Scott D. H., On the origin of Polystely in Dicotyledone. *Ann. of Botany*, vol. 5, 1891.

(6) Strasburger E., Ueber den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. Histologische Beiträge, Heft 3, 1891.

qui, dans la feuille, correspond à ce que Van Tieghem appelle le péridesme.

Van Tieghem distingue (1), dans le type monostélique, la structure *centroxyle* où le xylème est interne, et la structure *périxyle* où le xylème est externe.

Peu après, le même auteur désigne sous le nom de *méristèle* (2) la portion de stèle qui se sépare du reste pour se rendre dans la feuille. Par suite, dans les plantes à tige monostélique la structure de la feuille sera dite *méristélique*.

Pour Dangeard (3), « la notion du phyton est si évidente, chez les Conifères, au point de vue morphologique, qu'il serait oiseux d'y insister ; chaque phyton a un rachis nettement séparé des voisins par un sillon plus ou moins profond ».

Et un peu plus loin, il ajoute : « En résumé, la notation anatomique a été établie en considérant d'abord la tige ; on a ensuite donné le même nom aux parties qui se retrouvaient dans la feuille ; nous pensons que la marche inverse seule est rationnelle et qu'elle aurait toutes chances d'être acceptée définitivement le jour où elle serait fixée par un anatomiste tel que le savant professeur de Muséum. »

Flot (4) signale l'existence d'une zone spéciale, située à la périphérie de la moelle, qu'il distingue sous le nom de *zone périmédullaire*.

De Vries (5) présente un certain nombre de faits qu'il interprète comme autant de cas de dédoublement des phyllopodes, se ralliant ainsi à la théorie de Delpino.

Belli (6) s'élève contre l'importance accordée à l'endoderme dont l'existence dans la tige est loin d'être générale, ainsi qu'en témoignent ses recherches sur le genre *Trifolium*.

(1) Van Tieghem Ph., Traité de Botanique, Paris, 2e édit., 1891.

(2) Van Tieghem Ph., Sur la structure et les affinités des Pins. *Journ. de Bot.*, 1891, p. 284.

(3) Dangeard, P. A., Recherches sur les plantules des Conifères. *Le Botaniste*, 2, Caen, 1892.

(4) Flot L., Recherches sur la zone périmédullaire de la tige. *Ann. des Sc. Nat.*, 7e série, t. XVIII, 1893.

(5) De Vries H., Sur le dédoublement des Phyllopodes. *Dodonea*, 1893.

(6) Belli S., Endoderma e periciclo nel *G. Trifolium* in rapporta colla teoria della stelia di V. Tieghem e Douliot, *Memorie della Reale Accad. delle Sc. di Torino*, Serie seconda, t. XXXXVI, 1896.

D'ailleurs, il résulte pour lui de la théorie de Delpino que la distinction entre l'écorce et la stèle de la tige est aussi impossible en théorie qu'en pratique.

Ayant étudié la marche des faisceaux, Grelot (1) trouve qu'elle se fait de l'appendice vers l'axe, et, à l'exemple de Lignier, il considère la tige non pas comme formée exclusivement par les bases des feuilles, ainsi que l'admet Delpino, mais comme ayant au moins son système libéro-ligneux primaire formé par les traces descendantes des appendices qu'elle porte.

Gwynne-Vaughan, signalant un nouveau cas de polystélie chez les Dicotylédones (2), constate que dans les Nymphéacées on trouve la série complète des transitions entre l'astélie et la polystélie typique (3).

Puis, reprenant l'étude du genre *Primula* (4), Gwinne-Vaughan applique le nom de méristèles aux cordons vasculaires qui contiennent des portions de chacune des parties qui composent la stèle d'où ils proviennent, de sorte que la feuille a, d'après lui, une structure méristélique mais non pas astélique.

Pour expliquer la polystélie, il montre le rôle joué par les traces foliaires dans la structure de la tige.

A propos de la division du méristème, Strasburger (5) admet que généralement le cylindre central provient du plérome, de même que l'écorce provient du périblème et l'épiderme du dermatogène, mais la séparation de ces trois sortes de tissus n'est pas, selon lui, toujours réalisée jusqu'au sommet de la tige.

Van Tieghem (6) définit la stèle de la racine comme *type monostélique périxyle* et ajoute un nouveau type de structure de

(1) Grelot, Recherches sur le système libéro-ligneux floral. *Ann. des Sc. Nat.*, 8e série, t. V, 1897.

(2) Gwinne-Vaughan D. T., A new Case of Polystely in Dicotyledons. *Ann. of. Botany*, vol. 10, 1896.

(3) Gwynne-Vaughan D. T., The Arrangement of the vascular bundles in certain Nympheaceae. *Ann. of Botany*, vol. 10, 1896.

(4) Gwynne-Vaugham D. T., On Polystely in the Genus *Primula*. *Ann. of Botany*, vol. 11, 1897.

(5) Strasburger E., Noll, Schenck, und Schimper, Lehrbuch der Botanik, 3 Auflage, Iena, 1898.

(6) Van Tieghem Ph., Éléments de Botanique, 3e édition, 1898.

tige, le *type mésostélique*, qui se trouve caractérisé par une stèle centrale et des méristèles corticales.

Jeffrey (1) étudiant la morphologie du cylindre central chez les plantes vasculaires, propose à la théorie stélique les modifications suivantes :

D'abord il distingue la monostèle dépourvue de moelle, sous le nom de *Protostèle*, et la monostèle pourvue de moelle avec endoderme interne, sous le nom de *Siphonostèle*.

Quand la siphonostèle présente à la fois un phloème interne et un phloème externe, il dit qu'elle est *amphiploïque*. C'est la modification qui correspond au type polystélique.

Quand elle manque de phloème interne, il la dit *ectophloïque*. C'est la modification qui correspond au type astélique.

Enfin, si l'endoderme interne manque aussi, on a le type monostélique proprement dit. Ce type monostélique dérive donc des types précédents par réduction et la moelle qu'il présente, au lieu d'être incorporée à la stèle, doit être rattachée à l'écorce.

Pour Baranetzki (2), la formation de tels ou tels tissus primaires n'est pas liée à quelques couches définies et tant soit peu distinctes du méristème primitif. Selon lui (3), le principe introduit dans la science par Hanstein n'a pas ouvert jusqu'ici de nouveaux horizons à l'anatomie des plantes, mais il est capable de troubler la marche impartiale des investigations. C'est un principe fictif qui doit être abandonné.

Fischer (4) trouve que la limite entre la stèle et l'écorce manque le plus souvent. Ainsi sur 100 Dicotylédones par exemple, il y en a 32 seulement chez lesquelles on constate la présence de l'endoderme, tandis que sur 8 Conifères examinées aucune ne présente la moindre séparation entre l'écorce et la stèle.

(1) Jeffrey E. C., The Morphology of the central cylinder in vascular plants. *Report British Association*, 1897, Toronto.

The Morphology of the Central cylinder in the Angiosperms. — *Trans. of. the Canad. Inst.*, vol. 6, 1899.

(2) Baranetzki L., Sur le développement des points végétatifs des tiges chez les Monocotylédones. *Ann. des Sc. Nat*,, 8e série, t. III. 1897.

(3) Baranetzki L., Recherches sur les faisceaux bicollatéraux. *Ann. des Sc. Nat.*, VIIIe série, t. XII, 1900.

(4) Fischer H., Der Pericycel in den freien Stengelorganen. *Pringsheim's Jahrbüch*, 35 Bd. 1900.

Queva (1) voit, dans la persistance de la zone cambiale de certains faisceaux de Monocotylédones, la preuve que ces plantes dérivent des Dicotylédones inférieures.

F. Gidon, étudiant la tige des Nyctaginées, déclare (2) qu'elle ne possède pas de péricycle et qu'elle n'a pas de faisceaux propres, car tous les faisceaux qu'on y trouve descendent des feuilles.

Flot (3) décrit, dans le point végétatif de la tige des Phanérogames, des initiales spéciales pour les tissus épidermique, cortical, vasculaire et médullaire. Ces divers tissus ont d'ailleurs, d'après lui, une origine commune pour la feuille et la tige, de sorte que la tige se trouve constituée par l'ensemble des bases foliaires.

Bonnier (4), adoptant ces conclusions de Flot, montre comment s'est réalisée la continuité de l'appareil vasculaire, à travers les différentes parties de la plante. Il prend la structure de la feuille des Phanérogames, comme point de départ de la disposition initiale, et appliquant, à son tour, la notion de pôle, symétriquement au liber et au bois, il construit une série de figures géométriques pour expliquer la marche des faisceaux, depuis la feuille jusqu'à la racine, en traversant la tige.

Pour Celakowsky (5) la tige est articulée, chaque article se composant d'une feuille et d'un morceau de tige.

De ses recherches sur les Primulacées (6) Decrock conclut que le cylindre central doit être considéré comme un faisceau libéroligneux unique à *n* centres de différenciation ligneuse, et *n* centres de différenciation libérienne. Quant à la tige, c'est une association de rachis phytonaires.

(1) Queva C., Contribution à l'anatomie des Monocotylédones. *Mém. de l'Université de Lille*, p. 147, 1900.

(2) Gidon F., Essai sur l'organisation générale et le développement de l'appareil conducteur dans la tige et dans la feuille des Nyctaginées. *Mémoires de la Soc. Linn. de Normandie*, t. XX, 1900.

(3) Flot L., Sur l'origine commune des tissus dans la feuille et dans la tige des Phanérogames. *Compt Rend. Acad. des Sc.*, t. CXXXI, 1900.

(4) Bonnier G., Sur l'ordre de formation des éléments du cylindre central dans la racine et la tige. *Compt. Rend. Ac. des Sc.*, t. CXXXI, p. 781, 1900. — Sur la différenciation des tissus vasculaires de la tige et de la feuille. *Ibid*, p. 1276.

(5) Celakowsky L. I., Die Gliederung der Kaulom. *Bot. zeit.*, 1901.

(6) Decrock, Anatomie des Primulacées. *Ann. des Sc. Nat.*, VIIIe série, t. XIII, 1901.

Enfin, il n'y a pas lieu de distinguer le bois primaire du bois secondaire, dans la tige, les premiers vaisseaux se différenciant aux dépens d'un cambium à cloisonnements tangentiels et non aux dépens de cellules procambiales.

Pour Pitard (1), la notion du péricycle n'est adéquate à la réalité des faits, ni dans la tige âgée, ni dans la tige jeune, et elle conduit à fixer, au cylindre central et à l'écorce, une limite qui, en raison des inclusions, fait défaut dans beaucoup de cas.

Gwynne-Vaughan fait connaître, chez les Fougères (2), un nouveau type de structure de tige, où le tissu vasculaire a la forme tubulaire. Appliquant un mot employé déjà par Van Tieghem (3), comme synonyme de gamostélie (dans certains cas de structure polystélique), il donne à ce nouveau type le nom de *solénostélie*.

Boodle (4) trouve les homologies des différents types de structure assez incertaines. Toutefois, il incline à penser que les types médullé, solénostélique et dialystélique dérivent d'une stèle solide, dont la portion centrale s'est transformée, en parenchyme dans le premier type, et en parenchyme accompagné de phloème et d'endoderme dans le second et le troisième.

Faull (5) regarde la moelle et l'écorce des Osmondacées comme ayant la même nature histologique, partageant ainsi l'opinion soutenue par Jeffrey.

Brebner, étudiant les Marattiacées, donne la terminologie suivante (6) :

Eustèle, cylindre central médullé à faisceaux collatéraux.

Actinostèle, ou stèle avec xylème et phloème en alternance.

Atactostèle, stèle à faisceaux vasculaires épars.

(1) Pitard J., Recherches sur l'évolution et la valeur anatomique et taxinomique du péricycle des Angiospermes. *Mém. Soc. des Sc. physiques et nat. de Bordeaux*, VIe série, t. I, 1901.

(2) Gywnne-Vaughan, Observations on the Anatomy of Solenostelic Ferns. *Ann. of. Bot.*, vol. XV, 1901.

(3) Van Tieghem Ph., Traité de Botanique, 2e édit. Paris, 1891, p. 1372.

(4) Boodle L. A., Comparative Anatomy of the Hymenophyllaceae, Schizeaceae and Gleicheniaceae. II On the Anatomy of the Schizeaceae. *Ann. of Bot.*, vol. XV, p. 359, 1901.

(5) Faull J. H., The Anatomy of the Osmundaceae. *Bot. Gazette*, 1901.

(6) Brebner George, On the Anatomy of *Danaea* and other Marattiaceae. *Ann. of. Bot.*, vol. XVI, p. 517, 1902.

Haplostèle, stèle à xylème central entouré de phloème, médullé, ou non.

Solénostèle, stèle tubulaire amphiploïque à mailles étroites.

Dictyostèle, tube vasculaire en réseau à larges mailles.

Protostèle, ou stèle primitive.

Hysterostèle, stèle supposée réduite.

Meristèle, ou faisceau vasculaire.

Après avoir décrit la germination d'une espèce de *Danaea*, l'auteur critique l'emploi des caractères tirés de l'endoderme, du péricycle, de la moelle et des divisions du méristème. Il propose d'abandonner complètement la théorie stélique et de lui substituer la conception de cordons vasculaires et de tissu non vasculaire.

Pour Worsdell (1), le cylindre vasculaire creux de la tige, d'un grand nombre de Dicotylédones, dérive du système à faisceaux épars qui caractérise les Monocotylédones. Dans quelques cas, on retrouve d'ailleurs ce dernier arrangement, dans les traces foliaires, alors qu'il a disparu dans la tige.

Retraçant ensuite l'évolution du système vasculaire (2), il admet que la *protostèle*, en se modifiant par l'apparition d'une moelle centrale, conduit à la *solénostèle* avec phloème interne et externe. Puis de celle-ci dérive la *dialystèle*, par division en cordons solides concentriques. Enfin, le phloème interne se réduit et l'on arrive aux faisceaux collatéraux des plantes supérieures, qui ont été d'abord *mésarches*, puis *endarches*.

Jeffrey (3) fait dériver la structure, du *Lyginodendron* et des Cycadées, de la polystélie, par réduction et spécialisation.

En outre, il introduit une désignation nouvelle (*adélosiphonie*), pour caractériser la modification qui se produit, à l'état adulte, quand la siphonostèle perd son aspect tubulaire.

Il confirme l'existence des deux types primitifs : la protostèle et la siphonostèle. D'abord concentrique, la siphonostèle est

(1) Worsdell, W. C., The Nature of the vascular System in Stem of certain *Dicotyledonous* orders. *Ann. of Bot.*, vol. XVI, p. 599, 1902.

(2) Worsdell W. C., The evolution of the vascular tissue of Plants. *The Bot. Gazette*, vol. XXXIV, p. 216, 1902.

(3) Jeffrey E. C., The structur and development of the stem in the Pteridophyta and Gymnosperms. *Philosophical Trans. of the Royal Soc. of London*. Series B, vol. 190, p. 119, 1902.

devenue collatérale par réduction, chez les Angiospermes, les Gymnospermes, etc., la moelle étant une partie incluse du tissu fondamental.

Finalement, il distingue, dans la siphonostèle, deux types : le type *cladosiphonique*, qui ne présente que des ouvertures raméales ; et le type *phyllosiphonique*, qui possède en outre des ouvertures foliaires. D'après cela, il divise les *Vasculaires* en deux grands groupes : 1° les *Lycopsida* qui sont cladosiphoniques et comprennent les Lycopodiales et les Equisetales ; 2° les *Pteropsida*, qui sont phyllosiphoniques et comprennent les Filicales, les Gymnospermes et les Angiospermes.

Bertrand et Cornaille (1) définissent, sous le nom de *divergeant*, une nouvelle unité vasculaire. Pour eux, le divergeant est une masse libéro-ligneuse comprenant un groupe trachéen, d'où partent deux lignes de différenciation ligneuse qui vont en s'écartant. Cette double lame de bois primaire est tapissée de liber sur ses deux faces.

A l'aide de cette unité, ils établissent une notation qui leur permet une lecture rapide de la structure si compliquée des Fougères.

Tansley et Lulham (2) font connaître une nouvelle forme de stèle, qu'ils distinguent, sous le nom de *type Lindsaya*, et qui est, d'après eux, intermédiaire entre la monostèle et la solénostèle.

Selon Farmer, Bretland et Hill (3), l'inclusion de la moelle dans la stèle, d'une part, la limitation de cette stèle par l'endoderme, d'autre part, sont deux caractères artificiels qui nuisent à la théorie stélique.

Au contraire, Schoute (4) consacre un important mémoire à cette théorie, et constate que l'endoderme existe dans la plupart des cas où il a été contesté. Il déclare que la division de Hanstein n'a aucune importance morphologique et qu'elle ne con-

(1) Bertrand Eg. et Cornaille F., Études sur quelques caractéristiques de la structure des Filicinées actuelles. La masse libéro-ligneuse élémentaire des Filicinées actuelles et ses principaux modes d'agencement dans la fronde. *Travaux et mémoires de l'Univ. de Lille*, t. X, 1902.

(2) Tansley A. G. and Lulham R. B., On a new type of Fern stele, and its probable phylogenetic relations. *Ann. of. Bot.*, vol. XVI, p. 157, 1902.

(3) Farmer J., Bretland and Hill T. G., On the Arrangement and Structure of the vascular Strands in *Angiopteris evecta* and some other Marattiaceae. *Ann. of Bot.*, vol. XVI, p. 371, 1902.

(4) Schoute J. C., Die Stelär-Theorie. Inaugural dissertation. Groningen, 1902. Iena. G. Fischer et P. Noordhoff, Groningen, 1903.

corde pas toujours, même dans les cas où elle est bien visible, avec la division de Van Tieghem dont l'existence au contraire est générale.

Enfin, pour la tige, comme pour la racine, il n'y a d'après lui, dans les plantes vasculaires, qu'un seul type stélique qui est la monostélie.

Miss Sargant (1) soutient une théorie de l'origine des Monocotylédones, basée sur la structure de leurs plantules. Elle insiste particulièrement sur la similitude que le système conducteur présente dans *Anemarrhena* et dans *Eranthis*. Dans ces comparaisons, elle prend toujours la disposition superposée du cotylédon, comme point de départ, et décrit la rotation du faisceau vasculaire.

Potonié (2) propose une explication de la tige des plantes vasculaires, à laquelle il donne le nom de *pericaulom-theorie*. D'après lui, la tige a une double origine : elle est de nature axile en son centre, et de nature foliaire à sa périphérie. La portion périphérique, dont la tige est recouverte comme d'un manteau, est produite par la coalescence des bases foliaires. Ce recouvrement de la tige, par la coalescence des bases foliaires, a été signalé à plusieurs reprises par Hofmeister, ainsi que le rappelle Potonié, qui présente en outre, à l'appui de sa théorie, de nombreux faits tirés de la paléobotanique.

A. Boodle (3) ne croit pas que les Schizéacées dérivent du type dialystèle, comme l'a dit Jeffrey. En outre, il estime (4) que l'on interprète de façon différente la structure, suivant qu'on la décrit de haut en bas, ou de bas en haut.

Gwynne-Vaughan (4) oppose aux critiques de Farmer, Bretland et Hill des observations favorables à la théorie stélique et fait remarquer, à propos des résultats publiés par Schoute, que l'importance de la stèle ne dépend pas de la division de Hanstein.

(1) Sargant, Ethel., A Theory of the Origin of Monocotylédons, founded on the Structure of their Seedlings. *Ann. of Bot.* Vol. XVII, 1903,

(2) Potonie H., Ein Blick in die Geschichte der botanischen Morphologie und die Pericaulom-Theorie. G. Fischer, Iena, 1903.

(3) Boodle L. A., Comparative Anatomy of the Hymenophyllaceae, Schizeaceae and Gleicheniaceae, — Part. IV. Further Observations on *Schizaea*. *Ann. of Bot.*, vol. XVII, p. 493, 1903.

(4) Gwynne-Vaughan D. T., Observations on the Anatomy of Solenostelic Ferns. Part. II. *Ann. of Bot.*, vol. XVII, p. 649, 1903.

En définitive, il pense qu'il convient d'attribuer, dans tous les cas, le parenchyme central à la stèle, en regardant l'endoderme interne comme non homologue de l'endoderme externe.

Seward et Sibille (1) sont encore plus affirmatifs. Voyant, à la base de la jeune plantule de *Todea hymenophylloides*, un cordon central solide de xylème, tandis qu'à un niveau plus élevé, les trachéides du centre sont remplacées par une moelle parenchymateuse, ils en concluent que la moelle n'est pas homologue de l'écorce; elle fait partie de la stèle, ainsi que l'endoderme interne.

D'après Bouygues (2) l'endoderme de la racine est d'origine corticale, mais dans le pétiole, l'assise qui reçoit ce nom prend son origine dans le méristème vasculaire, et elle mérite alors le nom de gaine.

Les diverses théories émises pour expliquer la constitution de la tige, soit à l'aide de queues de feuilles, de faisceaux monocentres, de rachis, etc., ne sont, selon Bruntz (3), que des vues de l'esprit, des conceptions métaphysiques sans aucune réalité objective. La tige n'est pas due à la coalescence des feuilles et les trois membres de la plante ont la même valeur anatomique, avec cette différence toutefois que les feuilles et la racine procèdent de la tige.

Pour Coulter (4), si les Angiospermes sont monophylétiques, les Monocotylédones dérivent des Dicotylédones les plus primitives.

Contrairement à l'opinion émise par Schoute, Kniep (5) soutient que, dans la tige, il y a concordance absolue entre la division de Hanstein et la division de Van Tieghem. En particulier, l'écorce ne prend pas son origine dans le plérome, comme le dit Schoute à propos de l'*Hippuris*.

(1) Seward A. C., and Sibille, O. Ford, The Anatomy of *Todea* with notes on the Geological history and affinities of the Osmundaceae. *Trans. Linn. Soc. London*, vol. VI, Part. V, p. 237, 1903.

(2) Bouygues, Sur l'interprétation anatomique de certaines régions homologues de l'individu végétal. *Act. de la Soc. Linn. de Bordeaux*, VI[e] série, t. VII p. 85, 1903.

(3) Bruntz L., Les théories morphologiques concernant la structure primaire de la tige des Phanérogames. Leurs critiques. *Bull. de la Soc. des Sc. de Nancy*, série III, t. IV, p. 228, 1903.

(4) Coulter John M., The Phylogeny of Angiosperms. *Decennial Publications of the Univ. of Chicago*, X, p. 191, 1903.

(5) Kniep H., Sur le point végétatif de la tige de l'*Hippuris vulgaris*. *Ann. des Sc. Nat., Bot.*, p. 293, 1903.

Tansley et Thomas (1) signalent un certain nombre de plantes dont l'hypocotyle possède un cylindre central ayant la structure racine, formé entièrement par la fusion des deux traces cotylédonaires.

Dans les Liliacées et les Aracées, le cylindre central fut primitivement, d'après Chrysler (2), collatéral et tubulaire, et la moelle et l'écorce appartiennent à la même catégorie morphologique. En outre, les cordons concentriques ne sont pas primitifs, puisqu'ils n'existent ni dans la plantule, ni dans l'axe floral, ni dans les feuilles que porte ce dernier.

Lignier (3), rappelant qu'il a désigné le système libéro-ligneux de la feuille sous le nom de *mériphyte* (4), fait remarquer que la tige n'est formée, dans la théorie des phytons, que par les bases des feuilles, tandis que selon lui, la tige *est un axe cauloïde propre*, simplement accru et transformé par les mériphytes successifs.

De l'étude des Cycadées (5), Matte conclut que la racine principale se montre insérée sur l'extrémité inférieure de l'axe hypocotylé, et non comme un produit de l'allongement de cet axe.

Pour Col (6), les formations libéro-ligneuses primaires de la tige des Dicotylédones sont constituées par les faisceaux descendant des feuilles qui diminuent d'ailleurs de grosseur de haut en bas.

Pirotta (7) déclare que l'opinion de Bonnier sur l'ordre de formation des éléments du cylindre central, dans la racine et la tige, n'est pas confirmée par ses recherches sur le développement des éléments vasculaires primaires de la racine des Monocotylédones.

(1) Tansley A. G. and Thomas E. N., Root structure in the Central cylinder of the Hypocotyl. *New Phytologist.*, vol. III, p. 104, 1904.

(2) Chrysler, Mintin Ashbury, The development of the central cylinder of Liliaceae and Araceae. *Bot. Gazette*, 1904, 161.

(3) Lignier O., Équisétales et Sphénophyllales. Leur origine filicinéenne commune. *Bull. de la Soc. Linnéenne de Normandie*, 5e série, 7e vol. Caen, 1903.

(4) Lignier O., Explication de la fleur des Fumariacées d'après son anatomie. *Compt. Rend. Acad. des Sc.*, mars 1896.

(5) Matte H., Recherches sur l'appareil libéro-ligneux des Cycadacées. *Mém. Soc. Linn. de Normandie*, 1904.

(6) Col A., Recherches sur la disposition des faisceaux dans la tige et les feuilles de quelques Dicotylédones. *Ann. des Sc. Nat., Bot.*, VIIIe série, t. XX, p. 1, 1904.

(7) Pirotta R., Ricerche ed osservazioni intorno alla origine ed alla differenziazione degli elementi vascolari primari nella radice delle *Monocotyledoni*. *Ann. di Botanica*, vol. I, p. 40, 1904.

Ricome (1), étudiant l'Auricule (*Auricula*), trouve que le passage de la tige à la racine est un raccord établi secondairement, qui s'effectue de façons différentes suivant les circonstances ; la tige s'édifiant manifestement par la concrescence des feuilles.

Pour Tansley et Lulham (2), la moelle est un tissu nouveau de la tige ainsi que les cylindres vasculaires internes accessoires qui se trouvent dans *Matonia* et dans les autres Fougères polycycliques. Ces cordons sont des parties de la stèle, comme la moelle est une partie de la stèle, cette dernière étant devenue compliquée dans sa structure sans perdre son individualité.

Chandler (3) étudie des plantules de Fougères et distingue des tissus vasculaires et non vasculaires. Il fait dériver la dictyostèle du cordon central de xylème solide, et trouve que l'ontogénie ressemble à ce que doit avoir été la phylogénie.

Van Tieghem (4) montre que des méristèles corticales peuvent être incomplètes soit par réduction, soit par essence.

Il annonce l'existence de stèles ailées, les unes avec méristèles corticales incomplètes, les autres avec méristèles complètes (5).

Dans la quatrième édition de ses Éléments de Botanique (6), Van Tieghem propose pour les tiges la classification suivante.

Le type *monostélique superposé*, à bois superposé au liber, ou type général ;

Le type *monostélique alterne*, où le bois alterne avec le liber ;

Le type *mésostélique*, qui offre des méristèles corticales et une stèle médiane ;

Le type *schizostélique*, qui ne présente que des méristèles ;

(1) Ricome H., Passage de la racine à la tige chez l'*Auricule*. *C. R. de l'Ac. des Sc. de Paris*, 1904, 29 août.

(2) Tansley A. G. and Lulham R. B., A Study of the vascular System of *Matonia pectinata*. *Ann. of Bot.*, vol. XIX, p. 475, 1905.

(3) Chandler S. E., On the arrangement of the vascular strands in the Seedlings of certain Leptosporangiate Ferns. *Ann. of Bot.*, vol. XIX, p. 365, 1905.

(4) Van Tieghem Ph., Sur les diverses sortes de méristèles corticales de la tige. *Ann. des Sc. Nat. Bot.*, IXe série, t. I, p. 34, 1905.

(5) Van Tieghem Ph., Sur la stèle ailée de quelques Légumineuses. *Journ. de Bot.*, 19e année, p. 185, 1905.

(6) Van Tieghem Ph., Éléments de Botanique, 4e édition, vol. I, p. 181, 1906, Masson, Paris.

Le type *polystélique superposé*;

Le type *polystélique alterne*;

Pour les plantes non vasculaires, il distingue en outre :

Le type *astélique*, à région centrale homogène;

Le type *homogène*, qui est homogène du centre à la périphérie;

Le type schizostélique peut présenter des méristèles distinctes (*dialyméristèle*), ou fusionnées (*gamoméristèle*). Dans ce dernier cas, les faisceaux demeurent distincts (*gamoméristèle dialydesme*), ou sont eux-mêmes fusionnés (*gamoméristèle gamodesme*).

Le type polystélique peut aussi offrir des stèles libres (*dialystèle*) ou confluentes (*gamostèle*).

Hill (1), étudiant la structure de certaines Pipéracées, indique la part que prennent les faisceaux cotylédonaires et les faisceaux épicotylédonaires dans la constitution des faisceaux de la racine. Prenant pour point de départ de sa description les faisceaux des cotylédons, il confirme la rotation du métaxylème.

Hill et de Fraine (2), poursuivant la même étude chez les Gymnospermes, constatent là aussi la rotation du xylème qui s'effectue suivant le troisième type de Van Tieghem.

Enfin Hill (3) décrit encore la rotation du xylème qui commence à s'effectuer, dit-il, dans le pétiole, chez *Amarantus hypocondriacus*.

Bernard (4) confirme son précédent travail en déclarant que dans les écailles, dans les bractées et dans les feuilles des Conifères, le tissu dit de transfusion est de tous points comparable au bois centripète des Cycadées.

Gravis, en collaboration avec Mlle A. Constantinesco (5),

(1) Hill T. G., On the Seedling Structure of certain Piperales. *Ann. of Bot.* vol. XX, p. 161, 1906.

(2) Hill T. G. and de Fraine E., On the Seedling Structure of Gymnosperms. *Ann. of Bot.*, vol. XX, p. 471, 1906.

(3) Hill T. G., On the Seedling Structure of certain Centrospermae. *Rept. Brit. Assoc. York*, p. 760, 1906-1907.

(4) Bernard Ch., Le bois centripète dans les écailles et les bractées des Conifères. *Beit. z. bot. Cbl.*, t. XXII, 3, p. 211, 1907.

(5) Gravis A., avec la collaboration de Mlle A. Constantinesco. Contribution à l'anatomie des Amarantacées. *Archives de l'Inst. Bot. de l'Univ. de Liége*, vol. IV, 1907.

trouve que chez les Amarantacées le nombre des traces foliaires visibles sur une coupe transversale dépend de la phyllotaxie. En outre, il constate que les faisceaux d'une trace foliaire ne se placent jamais entre les faisceaux d'une autre trace foliaire, de sorte que la tige est constituée en secteurs bien distincts.

Sikes (1) voit dans le cordon central de la branche fertile de *Tmesipteris* un témoignage en faveur de la théorie axiale du sporophylle.

White (2), étudiant les racines des Orchidées, confirme l'opinion qui attribue à la moelle une origine extrastélique.

En suivant sur des germinations de Cycadées le passage des tissus vasculaires de la tige à ceux de la racine, Matte (3) voit ce passage s'effectuer à l'aide d'éléments de raccord, les pôles de la racine restant toujours indépendants des faisceaux cotylédonaires ou foliaires.

Enfin Bower (4), s'appuyant sur les résultats fournis tant par l'embryogénie que par l'anatomie comparée des plantes vivantes et fossiles, établit que l'ancêtre commun des premiers Ptéridophytes avait une *protostèle*, de laquelle partaient, sans troubler son arrangement tubulaire, des traces foliaires formées d'un unique cordon. Il met en outre en relief les faits nombreux qui militent en faveur de la prédominance de l'axe sur les feuilles et qui selon lui justifient la théorie *strobilaire*. Il insiste, en même temps, sur l'importance des résultats qui découlent de la notion de stèle introduite par Van Tieghem ; cette notion concordant complètement avec la théorie du strobile, où l'axe est antérieur aux feuilles.

(1) Sikes M. G., The Anatomy and Morphology of *Tmesipteris*. *Ann. of Bot.*, XXII, p. 63, 1908.

(2) White J. H., On polystely in roots of Orchidaceae. *Univ. of Toronto Studies, Biological series*, n° 6, p. 1, 1907.

(3) Matte H., Sur le développement morphologique et anatomique de germination de Cycadées. *Mém. Soc. Linn. de Normandie*, XXIII, 1908.

(4) Bower F. O., The origin of a Land Flora. A theory based upon the facts of alternation. Macmilian and C° Ld. London, 1908.

DEUXIÈME PARTIE

THÉORIES EN PRÉSENCE AU DÉBUT DU XXe SIÈCLE

L'aperçu historique que nous venons de présenter nous a montré qu'au début du vingtième siècle, les discussions relatives à la nature des différentes parties du végétal avaient pris à nouveau une importance considérable. Pour les uns, ces parties sont de même nature et la théorie des phytons, après avoir été presque complètement abandonnée, est remise en honneur avec les travaux de Delpino, de de Vries, de Dangeard, de Belli, de Grelot, de Flot, de Bonnier, de Decrock, etc.

Pour les autres, les divers membres de la plante sont de nature essentiellement différente, et, à la théorie des phytons, ils opposent la théorie stélique de Van Tieghem et la théorie du faisceau et ensuite du divergeant de Bertrand.

Enfin, vient de paraître la théorie intermédiaire de Potonié, qui attribue à la tige une nature mi-partie axile, mi partie foliaire, que l'on peut sans doute rapprocher de la théorie du mériphyte de Lignier.

La théorie stélique était devenue rapidement classique en France. En Allemagne, elle avait été propagée, grâce au concours de Strasburger ; sa justification venait d'être l'objet d'un mémoire important de Schoute et, plus récemment encore, Lotsy (1) mettait en valeur sa supériorité. Elle avait été adoptée presque exclusivement en Angleterre et en Amérique, ainsi qu'en témoignent les travaux de Scott, de Gwinne-Vaughan, de Jeffrey, de Worsdell, etc., et malgré les critiques de Brebner et de quelques autres auteurs, elle venait de recevoir aussi une consécration éclatante de Bower (2).

La théorie du faisceau, au contraire, demeurait limitée à un cercle d'initiés assez restreint, et il en était de même de la notion du divergeant qui venait de lui faire suite, quand

(1) Lotsy J.-P., Vortrage uber Botanischbe Stammesgeschichte, 2e Band, p. 28, Iena, 1909.

(2) Bower F. O., The Origin of a Land Flora, p. 188.

Chodat, adoptant cette dernière l'opposa à la théorie stélique dans les termes suivants :

« Abandonnant la notion de stèle, dit Chodat (1), qui est obscure et qui varie d'auteur à auteur, Bertrand montre que les structures les plus compliquées des Fougères peuvent toutes se lire à partir des mêmes notations.

« Or, il est bien évident que pour établir des homologies, quand il s'agit de structures anatomiques, il faut tout d'abord établir un point de départ inéquivoque. C'est là le mérite de la notation de Bertrand et de Cornaille, de constituer un progrès considérable sur la notion de stèle qui peut comprendre des valeurs très différentes. »

Ainsi, pour Chodat, la notion de divergeant constitue un progrès considérable, tandis que la notion de stèle exaltée par Bower n'est plus qu'une notion obscure.

DÉSACCORD ENTRE LES THÉORIES ET L'ONTOGÉNIE

En réalité, toutes les théories en présence peuvent invoquer à leur appui un nombre plus ou moins grand de faits concordants ; mais aucune d'elles ne puise dans l'ontogénie la confirmation décisive.

Il est vrai que l'ontogénie n'était pas en très grande faveur auprès des Botanistes, parce qu'elle leur avait causé en maintes circonstances plus d'une déception. En ce qui concerne particulièrement la constitution de la tige, on admettait volontiers d'ailleurs que les modifications attribuées au végétal ont eu lieu à une époque tellement ancienne de son évolution, qu'il n'en reste plus aucune trace dans l'ontogénie des plantes actuellement vivantes.

Or, c'est là une opinion qui n'est plus soutenable, car le développement révèle des faits de la plus grande importance, tant au point de vue de la phylogénie de la tige, que de sa morphologie. Ainsi, *l'ontogénie montre une succession de phases qui sont caractérisées chacune par une disposition différente des deux sortes d'éléments conducteurs*. Comme, d'autre part, cette

(1) Chodat R., Les Ptéridopsides des temps paléozoïques. *Arch. des Sc. Phys. et Nat.*, 4e période, t. XXVI, p. 10, Genève, 1908.

succession s'effectue suivant un ordre constant, cela fournit un critérium précieux pour établir l'âge relatif de ces différentes dispositions.

Par suite, quand une partie de plante présente l'une de ces dispositions, on en peut conclure si elle a une origine antérieure ou non à une autre partie de la même plante qui possède une disposition différente.

En interrogeant l'ontogénie des Phanérogames, par exemple, on apprend que la disposition du système conducteur qui apparaît en premier lieu est la disposition alterne, à laquelle succèdent diverses dispositions, notamment la disposition superposée. C'est là un fait qui se montre en désaccord complet avec les théories soutenues jusqu'ici.

En effet, les partisans de la théorie des phytons regardent la disposition superposée de la feuille comme la disposition initiale et ils lui font succéder les autres dispositions, en particulier la disposition alterne de la racine. Ils supposent donc une marche précisément inverse de celle qui est réalisée dans l'ontogénie.

De même, la plupart des partisans de la théorie stélique regardent la disposition superposée de la tige comme une disposition primitive, alors que dans l'ontogénie elle succède à la disposition alterne qui ne doit pas par conséquent lui être comparée.

Enfin, si la théorie du faisceau permet d'expliquer de façon satisfaisante la structure des Fougères, c'est parce que les formations vasculaires de ces plantes correspondent à une même phase de l'évolution, à laquelle correspond aussi la formation prise pour unité, c'est-à-dire le divergeant. Mais, si l'on applique cette théorie aux formations vasculaires qui correspondent aux autres phases, par exemple aux formations de la tige des Phanérogames qui correspondent à des phases ultérieures de l'évolution, elle ne saurait les expliquer.

Par conséquent, non seulement les diverses théories proposées jusqu'ici ne sont pas confirmées par l'ontogénie, mais elles se trouvent en désaccord avec les résultats positifs qu'elle nous fournit. Pour cette raison, nous croyons devoir faire abstraction désormais de ces hypothèses et, dans le chapitre suivant, nous

allons indiquer comment ont été obtenus les résultats auxquels nous faisons allusion.

MES PREMIÈRES RECHERCHES SUR L'APPAREIL CONDUCTEUR

Dès l'année 1891, j'avais eu l'occasion de suivre le développement des faisceaux vasculaires dans une plantule de Radis (*Raphanus*) et j'avais constaté avec une surprise très vive que les premières phases du développement des faisceaux sont les mêmes dans les différents membres de cette plante. Il n'y aurait donc pas plusieurs dispositions primitives différentes, l'une propre à la racine, l'autre propre à la tige ou à la feuille.

Je répétai ces observations sur un grand nombre de plantules de cette même espèce, et j'acquis la certitude que l'interprétation relative à la structure primaire devait être modifiée, au moins en ce qui concerne le *Raphanus sativus*.

Je fis part de ma conviction alors à mon maître ; mais, à l'accueil qui me fut fait, je compris qu'il me faudrait, pour faire partager ma conviction, pouvoir l'étayer par un très grand nombre d'exemples.

En conséquence, je me promis de poursuivre mes recherches avec l'espoir de rencontrer les exemples réclamés.

Aussi, quand Bonnier, confirmant la théorie des phytons, en ce qui concerne la tige, vint expliquer la formation de la racine (1) par la rotation des faisceaux, j'étais en mesure de justifier une interprétation fort différente, qui est contenue dans la Note suivante.

Sur la structure des plantes vasculaires (2). — Dans cette Note que M. Van Tieghem voulut bien présenter à l'Académie des Sciences, et qui est par conséquent ma première publication sur ce sujet, je prends comme point de départ la structure de l'appareil conducteur dans une racine, en suivant les diverses phases que présente son développement. Afin d'être mieux compris, j'emploie les termes de protoxylème et de métaxylème qui désignent des productions successives et je distingue dans

(1) Bonnier G., *Compt. Rend. Acad. des Sc.*, décembre, 1900.
(2) Chauveaud G., *Compt. Rend. Acad. des Sc.*, 14 janvier, 1901.

le développement trois phases : 1° primaire, 2° intermédiaire, 3° secondaire, qui peuvent être caractérisées par la disposition qui correspond à chacune d'elles.

Je montre ensuite que ces trois dispositions se succèdent de la même manière à la base du cotylédon (*Raphanus sativus*).

On peut donc trouver dans le cotylédon la même structure primaire que dans la racine. Il n'y a donc pas une disposition primaire de l'appareil conducteur propre à la racine et une autre disposition primaire propre à la feuille.

Ensuite, je cherche à expliquer que la différence admise entre la structure de la racine et celle de la tige est due à l'arrêt de formation du protoxylème ou d'une portion plus ou moins grande du métaxylème, de telle sorte qu'au-dessus du point où se produit cet arrêt, l'appareil conducteur n'est plus représenté que par le reste du métaxylème et par les formations secondaires qui apparaissent par suite beaucoup plus tôt.

Comme l'arrêt de formation a souvent lieu dans la région de passage de la racine à la tige, et que, d'autre part, il donne l'illusion d'une transformation graduelle qui s'accompagnerait d'un mouvement de rotation, on l'a pris jusqu'ici pour un changement dû au passage de la racine à la tige.

Cette première Note passa inaperçue, ou tout au moins ne donna lieu à aucune réponse directe.

Quelques semaines après, j'exposai à la réunion des Naturalistes du Muséum de Paris la Note suivante.

Sur le passage de la structure primaire a la structure secondaire dans le Haricot (1). — Dans cette Note, l'exemple choisi présente une disparition très précoce de l'état primitif. En effet, dans le Haricot (*Phaseolus vulgaris*), c'est dès la base de l'hypocotyle que disparaît la structure propre à la racine et il s'agit de montrer que l'interprétation est encore la même que dans le cas où cette structure persiste jusque dans les cotylédons, comme cela avait lieu dans l'exemple précédent emprunté au *Raphanus*.

Le développement de l'appareil conducteur de la radicule du Haricot, présente, comme nous l'avons indiqué précédemment, trois phases successives.

(1) *Bull. du Mus. d'Hist. Nat.*, 1901.

La première, ou phase primaire, est caractérisée par la production de quatre faisceaux criblés (l, fig. 1) entre lesquels se montrent plus tard quatre faisceaux vasculaires (p, fig. 1) qui représentent ce que l'on appelle d'ordinaire le Protoxylème. C'est la structure primaire.

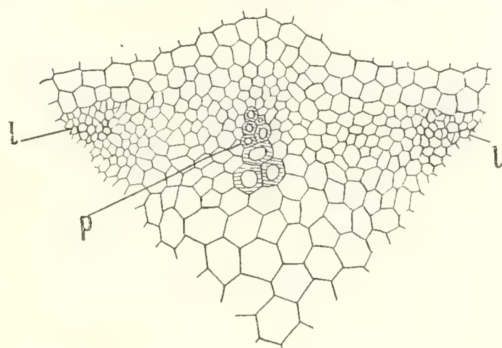


Fig. 1. — *Phaseolus vulgaris*. — Portion de coupe transversale de la radicule. État jeune. — *p*, protoxylème ; *l*, faisceau criblé.

Ensuite, de part et d'autre de chaque faisceau vasculaire, se différencient de nouveaux vaisseaux (m, fig. 2) dont les derniers marchent à la rencontre des derniers tubes criblés. Ces vaisseaux, désignés sous le nom de métaxylème, caractérisent pour nous la structure *intermédiaire*.

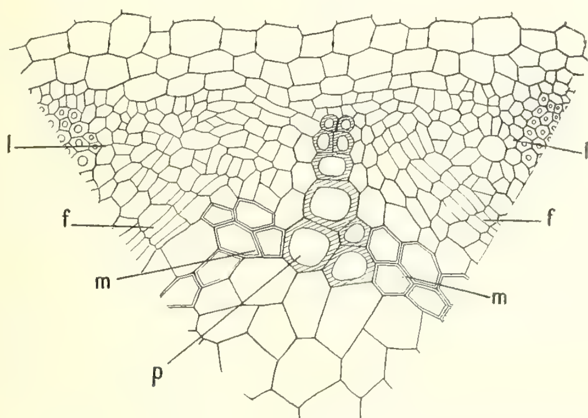


Fig. 2. — *P. vulgaris*. — Portion de coupe transversale de la radicule. État plus âgé. — *p*, protoxylème ; *l*, faisceau criblé ; *m*, métaxylème ; *f*, formations secondaires.

Quand l'assise de cellules génératrices (f, fig. 2) située entre les derniers vaisseaux et les derniers tubes criblés se cloisonne, elle donne naissance à de nouveaux tubes criblés qui se différencient en dehors par voie centripète et à de nouveaux vaisseaux qui se différencient en dedans par voie centrifuge,

constituant des formations qui pour tous caractérisent la structure secondaire.

A la base de l'hypocotyle, il ne se forme plus aucun vaisseau de protoxylème, les premiers vaisseaux qui apparaissent à ce niveau sont des vaisseaux de métaxylème (m, fig. 3); ils correspondent aux premiers vaisseaux du métaxylème de la

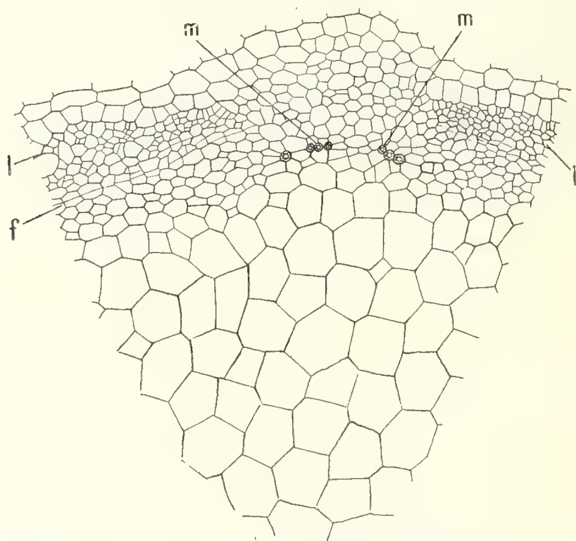


Fig. 3. — *P. vulgaris.* — Portion de coupe transversale de la base de l'hypocotyle. — *l*, faisceau criblé ; *m*, métaxylème ; *f*, formations secondaires.

radicule et se différencient de la même manière, suivis rapidement par les vaisseaux secondaires, car, avec la suppression du protoxylème, on constate une apparition plus hâtive des formations secondaires.

L'accélération du développement s'accentue à mesure qu'on s'éloigne de la racine et avant d'atteindre les cotylédons, les premiers vaisseaux de métaxylème ont disparu ; les vaisseaux (m, fig. 4) qui se différencient en premier lieu sont situés en dedans des faisceaux criblés et la différenciation se fait immédiatement en direction centrifuge. Elle se poursuit aussitôt aux dépens des formations secondaires qui ont pris déjà un grand développement (f, fig. 4).

Cette accélération du développement se produit désormais dans tous les portions aériennes : tige, feuilles, que la plante peut posséder. Par conséquent, la structure réalisée dans la

feuille ne représente qu'une acquisition plus ou moins tardive

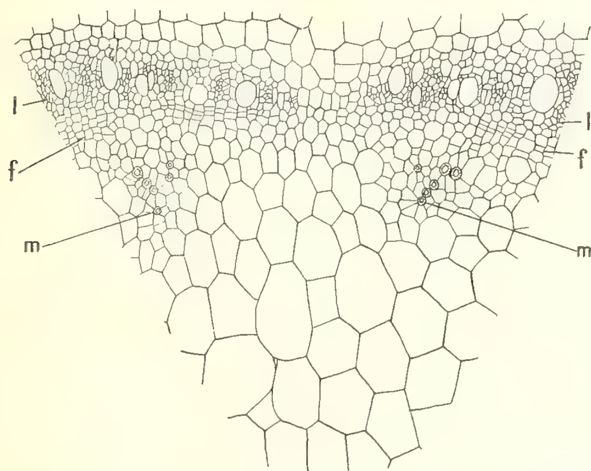


Fig. 4. — *P. vulgaris*. — Portion de coupe transversale du sommet de l'hypocotyle. — *l*, faisceau criblé ; *m*, métaxylème ; *f*, formations secondaires.

dans l'évolution de la plante et ne saurait être prise comme point de départ pour reconstituer la racine.

Sur le passage de la disposition alterne des éléments libériens et ligneux a leur disposition superposée dans le Trocart (*Triglochin*) (1). — La troisième Note est destinée à montrer que le passage de la disposition alterne à la disposition superposée des éléments conducteurs se fait, dans une Monocotylédone, de la même façon que chez les Dicotylédones.

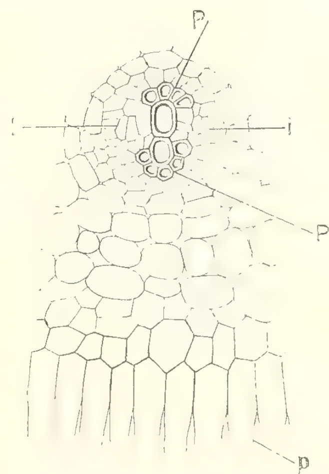


Fig. 5. — *Triglochin palustre*. — Portion de coupe transversale de la racine âgée. — *l*, faisceau criblé ; P, faisceau vasculaire ; *p*, poils radicaux.

D'autre part, parmi les Monocotylédones, je choisis le *Triglochin palustre* parce que, dans cette espèce, on avait indiqué que le passage de la racine à la tige se fait brusquement (2).

Des deux faisceaux vasculaires alternes (P, fig. 5) que pos-

(1) *Bull. du Mus. d'Hist. Nat.*, 1901.
(2) Gérard, *loc. cit.*

sède la radicule, il y en a un seul qui est continué, dès le jeune âge, à l'intérieur du cotylédon ; l'autre cesse d'être représenté au-dessus de la radicule. Ainsi, sur une coupe qui intéresse à la fois la radicule, dont on voit d'un côté les poils radicaux (p, fig. 6), et le cotylédon, dont on voit de l'autre côté

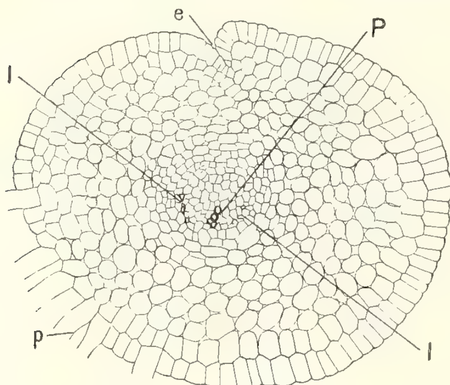


Fig. 6. — *T. palustre.* — Coupe transversale au niveau du collet. — P, faisceau vasculaire ; *l*, faisceau criblé ; *p*, poils radicaux ; *e*, point où commence la séparation des bords du cotylédon.

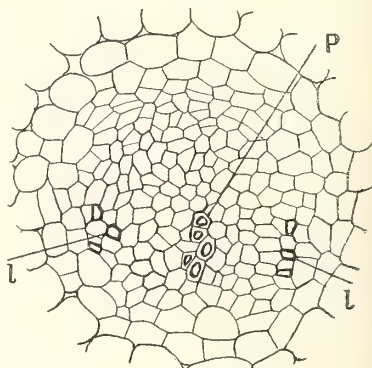


Fig. 7. — *T. palustre.* — Portion centrale de la figure 6 à un plus fort grossissement. — P, faisceau vasculaire ; *l*, faisceau criblé.

les bords indiqués par un repli (*e*, fig. 6), on trouve un seul faisceau vasculaire (P, fig. 6 et 7) alterne avec deux faisceaux criblés dont chacun (l, fig. 6 et 7) correspond à la moitié d'un faisceau criblé de la radicule.

Ce faisceau vasculaire est continué dans

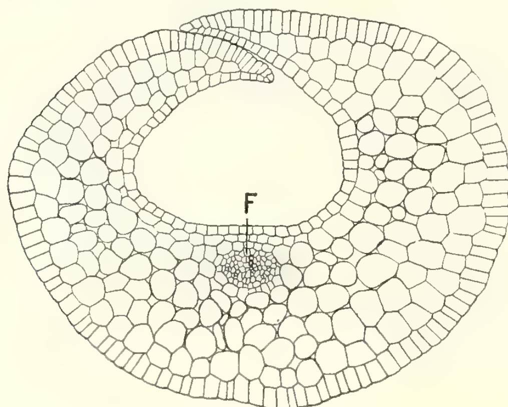


Fig. 8. — *T. palustre.* — Coupe transversale du cotylédon jeune, au voisinage de sa base. — F, nervure médiane.

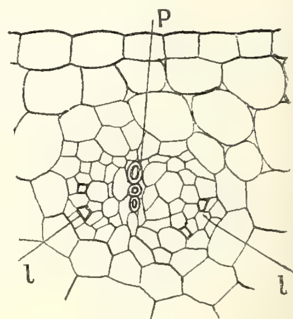


Fig. 9. — Portion centrale de la figure 8 à un plus fort grossissement. — P, faisceau vasculaire alterne ; *l*, faisceau criblé.

le cotylédon, et une coupe faite à travers ce dernier (fig. 8) le montre (P, fig. 9) dans la même position alterne.

C'est seulement dans la moitié supérieure du cotylédon (fig. 10) que se fait le passage de la disposition alterne à la disposition superposée, et il a lieu de la manière suivante. Les vaisseaux externes, c'est-à-dire ceux qui correspondent aux premiers vaisseaux de la radicule, disparaissent, puis les suivants disparaissent un peu plus haut, de telle façon que, vers l'extrémité du cotylédon, le faisceau vasculaire de la racine n'est plus représenté que par un seul vaisseau alterne situé profondément (P, fig. 11), tandis que de nouveaux vaisseaux (m, fig. 11) se différencient de part et d'autre de ce dernier, réalisant finalement la disposition superposée.

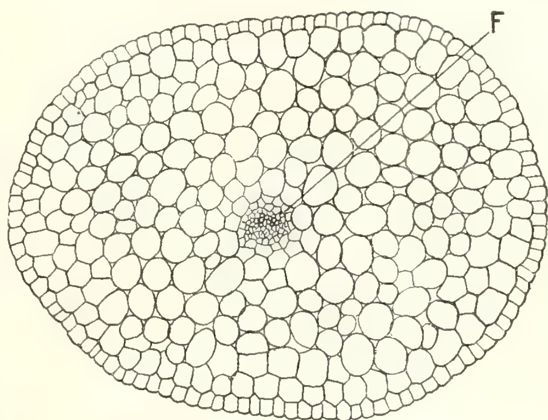


Fig. 10. — *T. palustre.* — Coupe du cotylédon jeune, au voisinage de son extrémité. — F, nervure médiane.

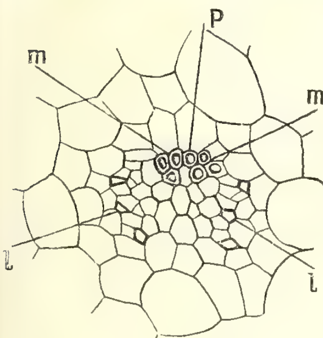


Fig. 11. — Portion centrale de la figure 10 à un plus fort grossissement. — P, vaisseau alterne ; *m*, vaisseaux intermédiaires ; *l*, faisceau criblé.

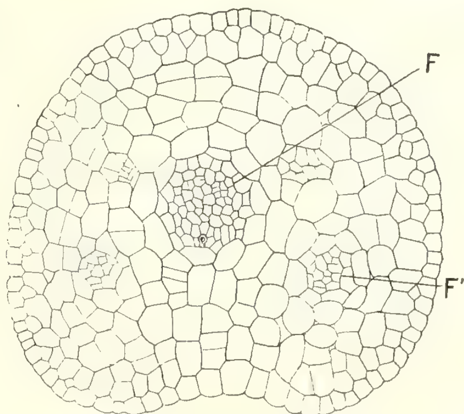


Fig. 12. — *T. palustre.* — Coupe transversale de la base de la première feuille. — F, faisceau conducteur principal ; F', ramification du faisceau principal.

A la base de la feuille (fig. 12) qui suit le cotylédon, les

vaisseaux alternes ne sont pas représentés, les premiers vaisseaux qui apparaissent sont des vaisseaux superposés (m, fig. 13) qui continuent le faisceau vasculaire de la radicule opposé au faisceau cotylédonaire. Le raccord entre les vaisseaux de la radicule et les vaisseaux foliaires se faisant pour ainsi dire dans

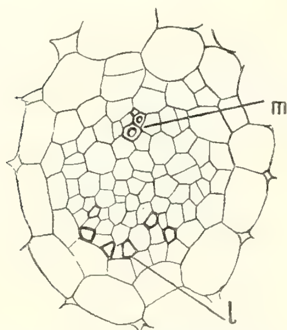


Fig. 13. — Faisceau principal de la figure 12, à un plus fort grossissement. — *l*, faisceau criblé ; *m*, vaisseaux superposés.

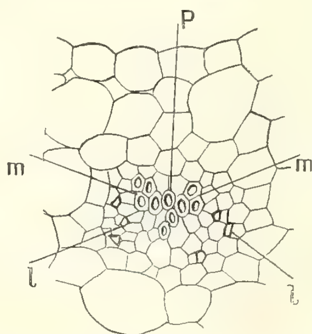


Fig. 14. — État plus âgé que celui représenté (fig. 9). — *m*, vaisseaux nouveaux différenciés de part et d'autre des vaisseaux alternes primitifs P. ; *l*, faisceau criblé.

le même plan, on passe brusquement de la formation alterne à la formation superposée.

Dans cette plante, le cotylédon présente aussi à la base la disposition superposée, mais plus tard, quand de nouveaux vaisseaux (m, fig. 14) se sont produits à la suite des premiers. Ce cotylédon a d'ailleurs une durée éphémère ; ses tissus se désorganisent rapidement. C'est sans doute une raison de plus pour que sa structure ait été comparée à celle de la première feuille qui peut être facilement constatée pendant un temps plus long.

Pour suivre dans son développement l'appareil conducteur de *Triglochin palustre*, il ne faut donc pas passer directement de la radicule à la première feuille, mais suivre auparavant le cotylédon dans toute sa longueur. On voit alors que la disposition superposée, qui est réalisée dès la base de la première feuille, est une apparition relativement tardive dans l'évolution de la plantule.

En même temps, nous avons fait remarquer que, dans cette plantule, on passe de la radicule au cotylédon (C, fig. 15) sans

qu'aucun caractère anatomique propre à la tige puisse être observé.

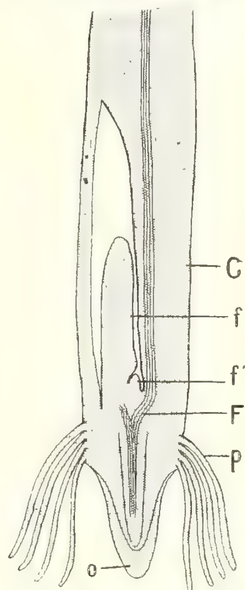


Fig. 15. — Coupe longitudinale de la plantule dont la portion supérieure du cotylédon est supprimée (*T. palustre*). — *o*, coiffe ; *p*, poils radicaux ; C, cotylédon ; F, faisceau cotylédonaire ; *f*, première feuille ; *f'*, seconde feuille. La cavité dans laquelle paraît enfermée la première feuille correspond à l'espace embrassé par le cotylédon formant gaine.

Passage de la position alterne a la position superposée de l'appareil conducteur, avec destruction des vaisseaux centripètes primitifs dans le cotylédon de l'Oignon (*Allium cepa*) (1). — Cette quatrième Note avait surtout pour objet de montrer que l'accélération peut être accompagnée de la destruction de vaisseaux primitivement bien représentés. Je prends pour exemple une plante (*Allium Cepa*) dont il est facile de se procurer des graines en tout temps, et dont la germination, facile à la température ordinaire des laboratoires, produit en moins de huit jours des plantules sur lesquelles chacun peut constater les faits suivants.

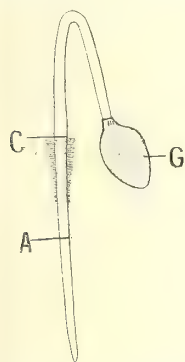


Fig. 16. — *Allium Cepa.* — Plantule âgée de cinq jours. — A, radicule ; C, base du cotylédon portant à son extrémité le reste de la graine G.

Après quelques jours de germination, cette plantule se compose d'une radicule blanchâtre (A, fig. 16) pourvue de poils absorbants et d'un long cotylédon vert (C, fig. 16) plié en deux vers le milieu de sa longueur et ayant encore sa pointe enfermée dans le reste de la graine (G, fig. 16). Dans toute sa portion radiculaire, elle présente deux faisceaux vasculaires alternes (B, fig. 17), représentés chacun par deux ou trois vaisseaux bien différenciés, et deux faisceaux criblés disposés en arc (L, fig. 17).

(1) *Bull. du Mus. d'Hist. Nat.*, 1902.

A la partie supérieure de la radicule (fig. 18), l'un des faisceaux vasculaires subit un arrêt complet dans sa différen-

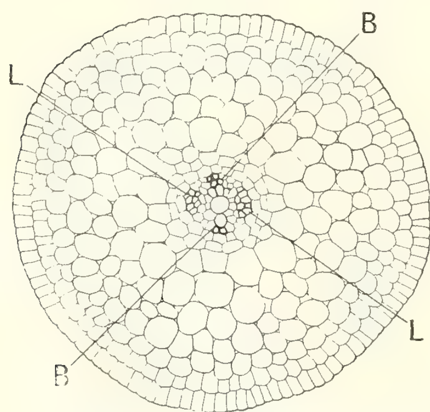


Fig. 17. — *Allium Cepa.* — Coupe de la radicule suivant la ligne A (fig. 16). — B, faisceau vasculaire ; L, faisceau criblé.

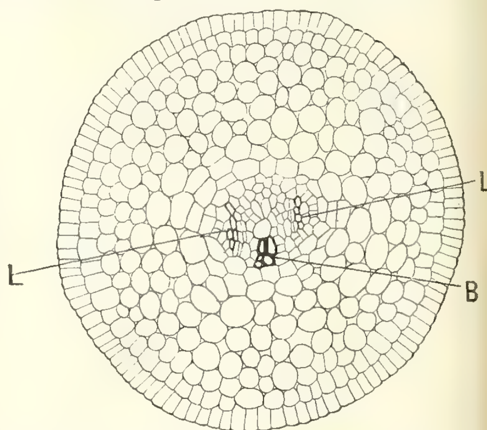


Fig. 18. — Coupe transversale menée suivant la ligne C (fig. 16). — B, faisceau vasculaire alterne ; L, faisceau criblé.

ciation. C'est en ce point que se fera plus tard son raccordement avec la feuille qui suivra le cotylédon, feuille qui n'est encore représentée que par un mamelon à l'état de méristème.

L'autre faisceau vasculaire (B, fig. 19) se continue direc-

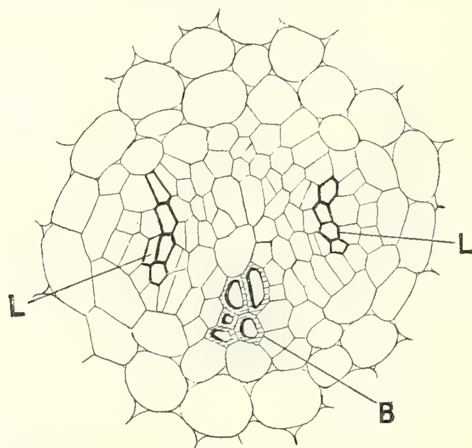


Fig. 19. — Portion centrale grossie de la figure 18. — B, faisceau vasculaire alterne ; L, faisceau criblé.

tement dans le cotylédon, ainsi que les deux moitiés voisines des deux faisceaux criblés (L, fig. 19), les deux autres moitiés des faisceaux criblés radiculaires subissant dans leur différen-

ciation un arrêt momentané. A la base du cotylédon (fig. 20), on a donc un faisceau vasculaire alterne (B, fig. 21) et deux demi-faisceaux criblés (L, fig. 21), mais le faisceau vasculaire offre un développement plus avancé que dans la racine. Cette avance se manifeste par l'apparition des vaisseaux alternes les plus profonds, de sorte que l'on a huit vaisseaux par exemple à peu de distance de la base du cotylédon, au moment où il n'y a encore que trois vaisseaux à la base de la radicule.

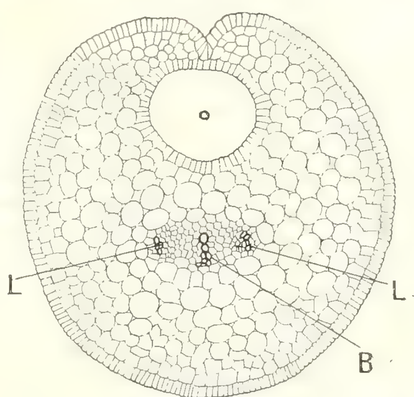


Fig. 20. — *A. Cepa.* — Coupe transversale de la base du cotylédon. — B, faisceau vasculaire alterne ; L, faisceau criblé ; *o*, espace embrassé par le cotylédon qui forme gaine à sa base.

A mesure qu'on s'élève dans le cotylédon, l'accélération du développement s'accentue. A la partie supérieure de sa portion

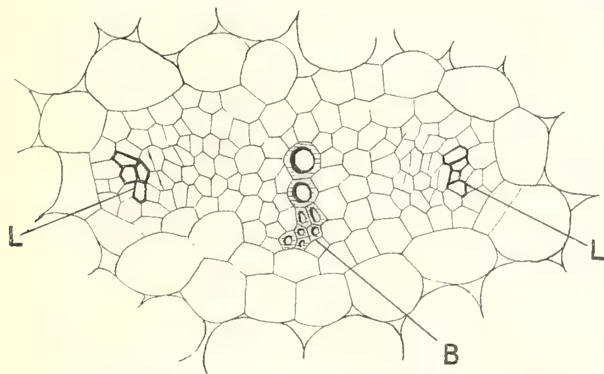


Fig. 21. — Portion centrale grossie de la figure 20. — B, faisceau vasculaire alterne ; L, faisceau criblé.

engainante (fig. 22), un vaisseau intermédiaire (B', fig. 23) est déjà différencié, de part et d'autre des derniers vaisseaux alternes.

Si l'on suit la marche ultérieure du développement, en s'adressant à des plantules plus âgées que la précédente, on voit plus tard de pareils vaisseaux (fig. 24) se différencier de part et d'autre des derniers vaisseaux alternes, à la base même du cotylédon.

Mais le fait sur lequel il convient d'insister, puisqu'il fait surtout l'objet de la présente Note, c'est la régression qui frappe les premiers vaisseaux différenciés, pendant que s'accroît le nombre des vaisseaux nouveaux. La paroi de ces premiers vaisseaux (B, fig. 23) s'amincit, perd les caractères de sa différenciation et disparaît bientôt complètement, digérée par les cellules voisines entre lesquelles ces vaisseaux ne sont plus représentés que par une lacune de forme irrégulière (B, fig. 24).

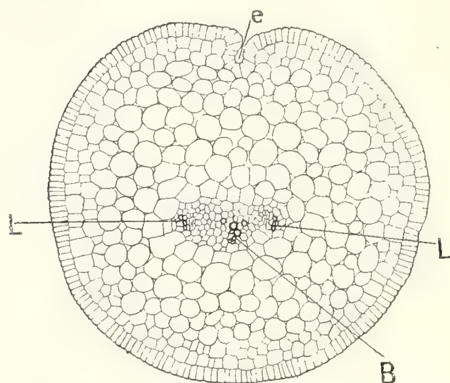


Fig. 22. — Coupe transversale du cotylédon faite au niveau de la partie supérieure de la gaine (*Allium Cepa*). — *e*, repli correspondant au sommet de la gaine. — B, faisceau vasculaire alterne ; L, faisceau criblé.

De nouveaux vaisseaux (B'', fig. 25) apparaissent à la suite

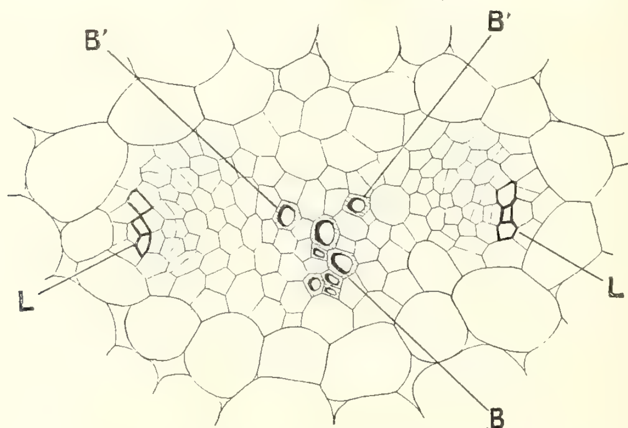


Fig. 23. — Portion centrale grossie de la figure 22. — B', vaisseau intermédiaire; B, faisceau vasculaire alterne; L, faisceau criblé.

des plus récents, formant avec les demi-faisceaux criblés des groupes superposés.

La résorption des vaisseaux alternes se poursuit d'autre part, de sorte qu'à un certain moment il ne subsiste plus que les

vestiges des derniers d'entre eux (fig. 25). Un peu plus tard enfin, quand le développement du cotylédon est achevé, ces

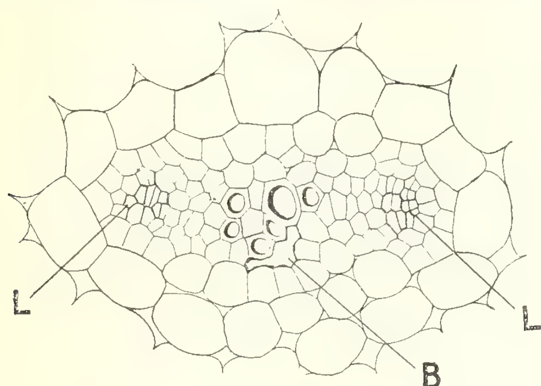


Fig. 24. — État plus âgé que celui représenté dans la figure 21. — B, lacune provenant de la résorption des cinq premiers vaisseaux alternes. De part et d'autre des derniers vaisseaux alternes, on voit à droite, un, à gauche deux vaisseaux intermédiaires ; L, faisceau criblé.

vestiges eux-mêmes sont complètement résorbés, et il ne reste plus aucune trace de ce faisceau vasculaire alterne qui était auparavant si bien représenté.

Désormais, dans le cotylédon, les vaisseaux superposés

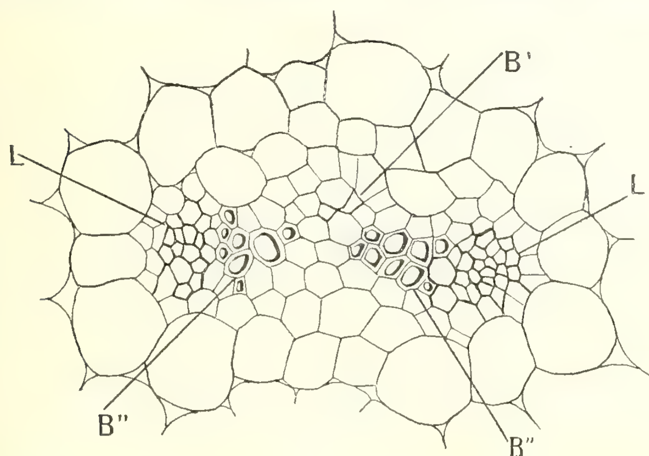


Fig. 25. — État encore plus âgé que le précédent (fig. 24). — B' vestige des vaisseaux intermédiaires ; B″ vaisseaux superposés ; L, faisceau criblé.

(B″, fig. 25) seuls subsistent, formant avec les demi-faisceaux criblés L, fig. 25) deux groupes cribro-vasculaires complètement séparés l'un de l'autre, tout à fait sem-

blables aux faisceaux superposés de la tige et des feuilles.

La théorie des Phytons chez les Gymnospermes (1). — La cinquième Note est consacrée aux Gymnospermes où, d'après l'un des partisans de la théorie des phytons, la notion du phyton est tout à fait évidente (2).

Ayant choisi le Pin maritime (*Pinus maritima*), qui présente la persistance de la disposition alterne jusque dans ses cotylédons, je fais voir que la structure doit être interprétée de la même manière que dans les autres Phanérogames.

Par conséquent, cette opinion de Dangeard (3), que la notation anatomique doit être établie d'abord d'après la feuille et ensuite appliquée à la tige, se trouve contredite par les faits anatomiques eux-mêmes. Chez les Conifères, comme chez les Monocotylédones et les Dicotylédones, la structure de la feuille ne correspond qu'à la dernière phase du développement de l'appareil conducteur dont le point de départ est dans la racine.

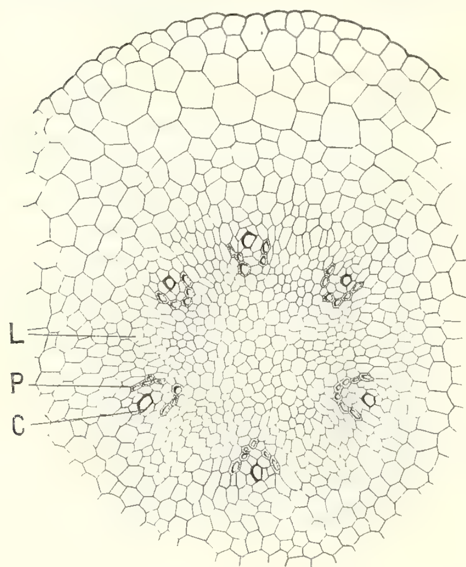


Fig. 26. — *Pinus maritima*. — Portion de coupe transversale de la radicule jeune. — C, canal sécréteur ; P, faisceau vasculaire ; L, faisceau criblé.

Passage de la disposition primitive a la disposition secondaire dans les cotylédons du Pin maritime (*Pinus maritima*) (4). — La sixième Note décrit, à l'aide de figures, la marche du développement de l'appareil conducteur du *Pinus maritima* et expose la double manière dont se fait la succession de ses diverses phases à l'intérieur du cotylédon.

(1) *Compt. Rend. Acad. des Sc.*, 24 novembre 1902.

(2) Dangeard (P.-A.), Recherches sur les plantules des Conifères. *Le Botaniste*, 3, 1892.

(3) Dangeard (P.-A.), *loc. cit.*, p. 199.

(4) *Bull. du Mus. d'Hist. Nat.*, 1902.

Ayant choisi pour type une plantule possédant sept cotylédons et six faisceaux vasculaires primitifs, j'indique le groupement

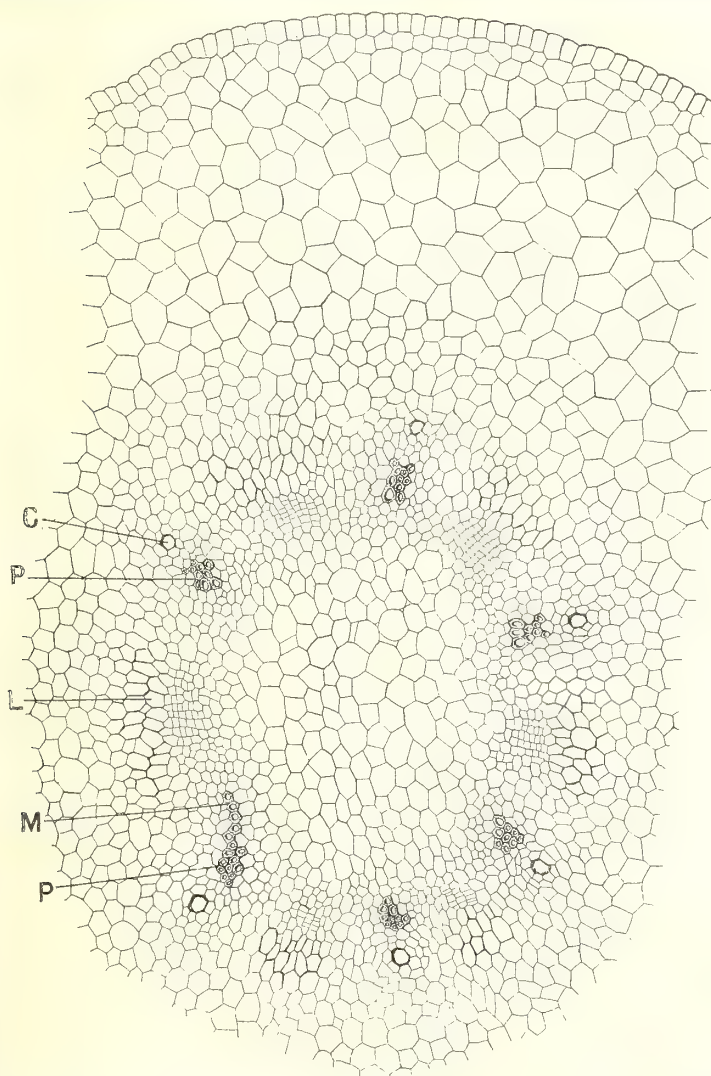


Fig. 27. — Portion de coupe transversale de l'hypocotyle, vers le milieu de sa hauteur (*P. maritima*). — M, vaisseaux intermédiaires; C, canal sécréteur; P, faisceau vasculaire alterne; L, faisceau criblé.

des premiers vaisseaux (P, fig. 26) de la radicule qui se disposent de façon à former ensemble un V dont la pointe est tournée vers le centre de la racine et dans la concavité duquel est logé un canal sécréteur (C, fig. 26). Puis d'autres vaisseaux alternes

se différencient plus tard en dedans du V qui devient par suite un Y.

De la radicule, ces faisceaux vasculaires se continuent direc-

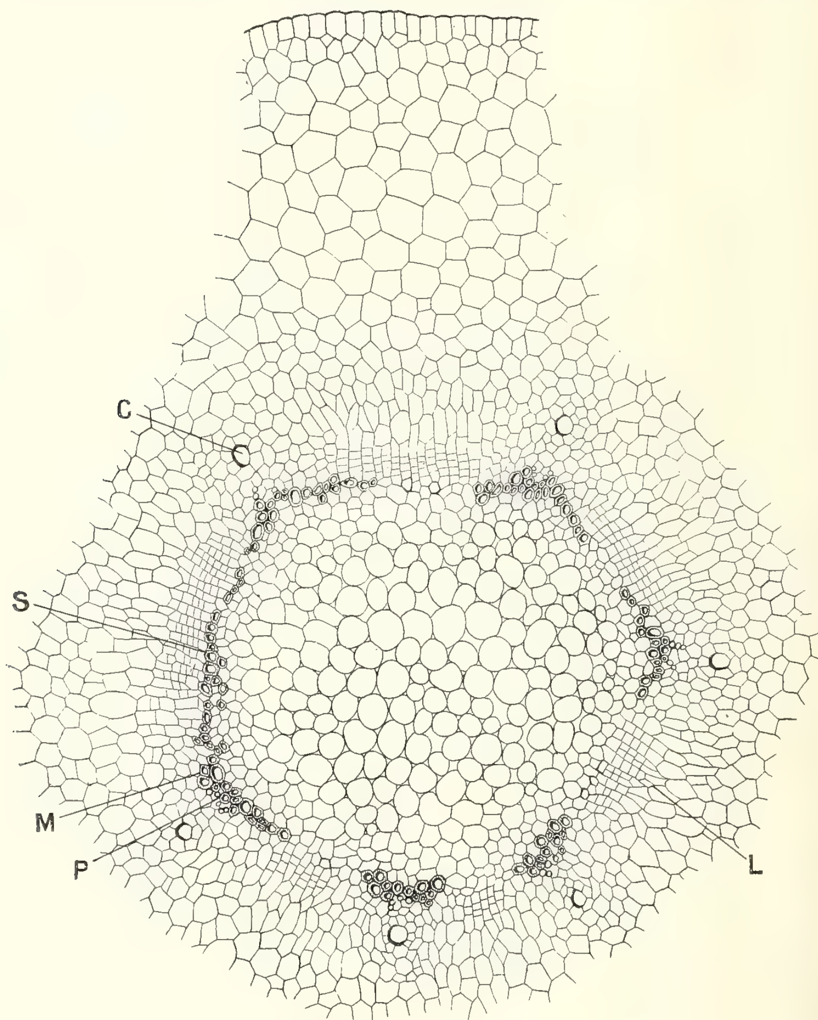


Fig. 28. — Portion de coupe transversale de l'hypocotyle, au-dessous des cotylédons (*P. maritima*). — S, vaisseaux superposés qui correspondent au faisceau du cotylédon surajouté ; P, faisceau vasculaire alterne ; L, faisceau criblé ; C, canal sécréteur.

tement dans l'hypocotyle en subissant certaines modifications. D'abord, les premiers vaisseaux cessent d'être représentés au-dessous du collet, de sorte qu'à la base de l'hypocotyle la portion bifurquée du faisceau manque. Elle manque davantage encore dans sa région moyenne (P, fig. 27). Au sommet de

l'hypocotyle, le faisceau vasculaire alterne tout entier n'est représenté que par quelques vaisseaux (P, fig. 28), groupés en dedans du canal sécréteur (C, fig. 28).

Les faisceaux criblés se continuent aussi de la radicule jusqu'au sommet de l'hypocotyle où ils se montrent (L, fig. 28) encore en alternance avec les faisceaux vasculaires. Ces faisceaux criblés sont formés de tubes précurseurs, en dedans desquels se voient les tubes criblés déjà bien différenciés.

Chaque faisceau vasculaire se continue dans le cotylédon correspondant ainsi que le canal sécréteur qui lui est superposé. Chaque faisceau criblé est continué par deux moitiés qui se rendent l'une dans le cotylédon voisin situé à droite, l'autre dans le cotylédon voisin situé à gauche. A la base du cotylédon, on trouve donc sur la ligne médiane un canal sécréteur (C, fig. 29) et un faisceau vasculaire (P, fig. 29), représenté par quelques vaisseaux alternes groupés en dedans de ce canal, tandis que de part et d'autre il y a un groupe criblé (L, fig. 29), qui correspond à la moitié d'un faisceau criblé primitif. Cette disposition alterne ne s'observe que sur une faible longueur de la base du cotylédon. Au-dessus, le canal sécréteur disparaît, les vaisseaux alternes ne sont plus représentés et c'est la disposition superposée qui fait suite (fig. 31). Mais tous les cotylédons n'ont pas la structure que nous venons d'indiquer. Il en est un qui possède dès la base une disposition superposée et qui manque

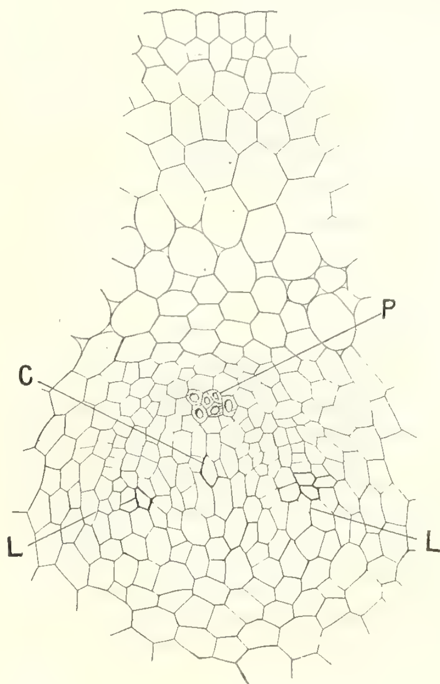


Fig. 29. — Portion de coupe transversale de la base d'un cotylédon jeune (*P. maritima*). — P. faisceau vasculaire alterne ; L, demi-faisceau criblé ; C, canal sécréteur.

complètement de canal sécréteur. Ce cotylédon présente donc dans son développement une accélération plus grande qui est réalisée de la façon suivante.

Vers le milieu de la hauteur de l'hypocotyle, l'un des faisceaux vasculaires alternes subit une accélération qui se traduit par la différenciation de plusieurs vaisseaux intermédiaires (M, fig. 27). Ces vaisseaux se montrent d'ailleurs seulement d'un côté de ce faisceau, où ils sont disposés suivant une ligne presque tangentielle. A mesure qu'on se rapproche du sommet de l'hypocotyle, les vaisseaux augmentent en nombre, et les nouveaux (S, fig. 28) sont superposés à une portion du phloème avec laquelle ils forment désormais un groupe cribro-vasculaire. C'est ce groupe cribro-vasculaire, situé à égale distance des faisceaux vasculaires alternes voisins, qui est continué dans le cotylédon spécial auquel il correspond exactement.

Pour permettre de mieux saisir le mode de répartition des

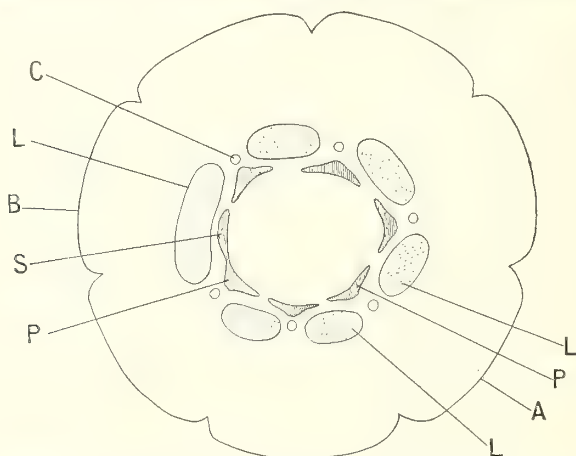


Fig. 30. — Section transversale de l'hypocotyle, au sommet (*P. maritima*). Pour simplifier le dessin, on a indiqué seulement le contour des faisceaux vasculaires et criblés. — A, un des 6 cotylédons dans lequel se continuent le canal sécréteur C, le faisceau vasculaire alterne P, et deux moitiés voisines de deux faisceaux criblés LL ; B, cotylédon supplémentaire dans lequel se continuent la portion médiane du large faisceau criblé L et la portion superposée S du faisceau vasculaire P.

faisceaux dans les cotylédons, nous avons figuré une coupe transversale menée immédiatement au-dessous du nœud cotylédonaire et nous avons indiqué seulement le contour des parties, les faisceaux vasculaires (P, fig. 30) étant distingués par

des hachures et les faisceaux criblés par un pointillé (L, fig. 30). On peut voir ainsi que le cotylédon spécial (B, fig. 30) reçoit un groupe cribro-vasculaire qui continue la portion médiane du large faisceau criblé (L, fig. 30) de l'hypocotyle et la portion superposée (S, fig. 30) du faisceau vasculaire, tandis que chacun des autres cotylédons (A, fig. 30) reçoit un faisceau vasculaire alterne (P, fig. 30), continuation directe d'un faisceau de la radicule, et deux groupes criblés (L, fig. 30) qui continuent chacun la moitié la plus proche d'un faisceau criblé voisin. Toutefois, les deux cotylédons avoisinant le cotylédon différent (B) ont un de leurs groupes criblés qui continue seulement la portion latérale voisine du large faisceau criblé primitif, dont la portion médiane est continuée dans le cotylédon spécial (B, fig. 30), ainsi que l'examen de la figure permet de le bien comprendre.

En définitive, la plantule prise pour exemple possède six cotylédons ayant une structure alterne à la base et un septième cotylédon ayant une structure superposée. Nous avons donc une différence de structure entre les cotylédons. Pour nous, tout faisceau vasculaire qui prend naissance en dehors de la racine est, chez les Phanérogames, d'origine plus récente que les faisceaux alternes. Par conséquent, le cotylédon qui offre dès sa base un faisceau vasculaire superposé possède une structure plus récente que les autres et on peut en tirer peut-être la conclusion que le septième cotylédon est lui-même d'origine plus récente que les autres.

Le canal sécréteur se continue aussi en dehors du faisceau vasculaire alterne, dans les six cotylédons primitifs, tant que persiste ce faisceau vasculaire alterne. Mais, à une faible distance de la base cotylédonaire, le faisceau alterne n'est plus représenté, les premiers vaisseaux qui apparaissent en ce point sont intermédiaires (M, fig. 31).

Dès lors, le canal sécréteur s'arrête et l'espace compris entre les deux groupes criblés se rétrécit à mesure qu'on s'éloigne de la base, par suite de l'apparition de tubes criblés nouveaux qui peu à peu arrivent à se rencontrer sur la ligne médiane. A partir de ce niveau, les deux groupes criblés de la base se continuent par un seul faisceau médian jusqu'au voisinage du

sommet, tandis que les premiers vaisseaux différenciés sont

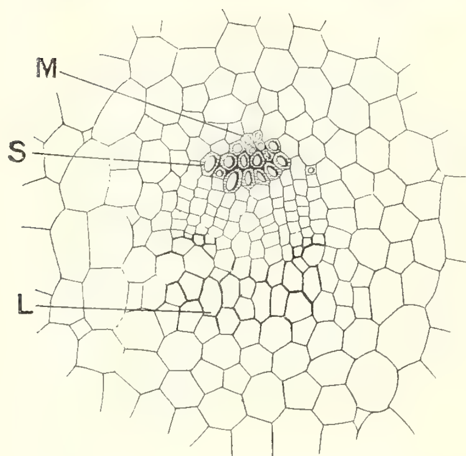


Fig. 31. — Portion de la coupe transversale d'un cotylédon, à peu de distance de sa base (P. *maritima*). — Les vaisseaux alternes ne sont plus représentés. — M, vaisseaux intermédiaires en voie de résorption; S, vaisseaux superposés.

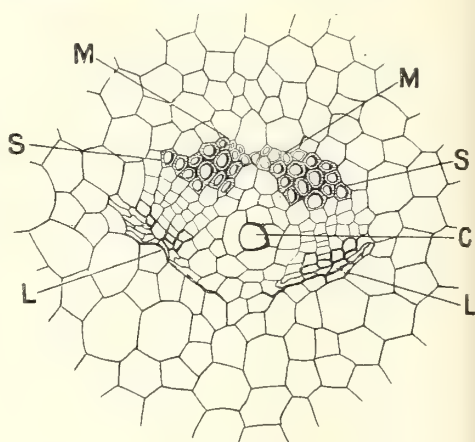


Fig. 32. — Portion d'une coupe transversale de la base du cotylédon. État plus âgé que celui représenté figure 29. — M, vaisseaux intermédiaires ; S, vaisseaux superposés ; C, canal sécréteur ; L, faisceau criblé.

superposés et situés sur la ligne médiane, formant avec le fais-

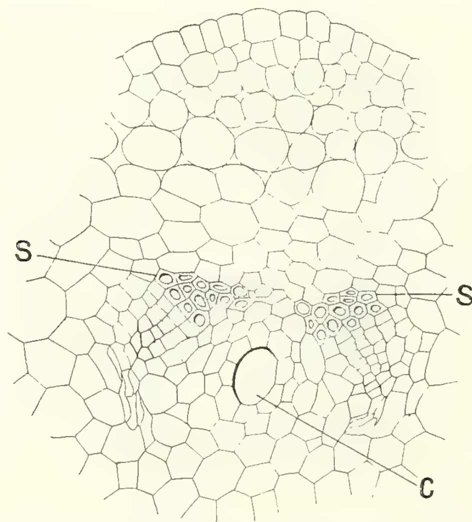


Fig. 33. — Portion d'une coupe transversale de la base du cotylédon. État plus âgé encore que le précédent (fig. 32). — C, canal sécréteur; S, vaisseaux superposés formant avec les demi-faisceaux criblés deux groupes cribro-vasculaires séparés.

ceau criblé un groupe cribro-vasculaire d'apparence unique.

Après cette première étape, la plantule poursuit son développement. En particulier, à la base du cotylédon, des vaisseaux intermédiaires (M, fig. 32) se différencient, puis des vaisseaux superposés (S, fig. 32) et en même temps commence la résorption des vaisseaux alternes. Lors de l'épanouissement des cotylédons, les premiers vaisseaux ont disparu et l'on a maintenant deux groupes cribro-vasculaires (fig. 33) séparés l'un de l'autre par une bande de conjonctif au milieu de laquelle persiste le canal sécréteur.

On peut toujours reconnaître les cotylédons primitifs, même

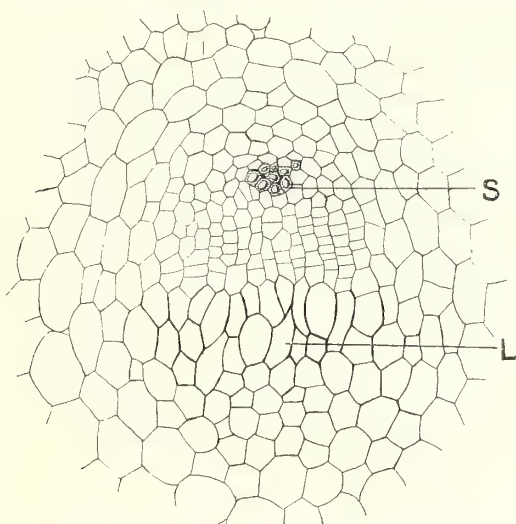


Fig. 34. — Portion d'une coupe transversale menée à la base du cotylédon surajouté. — S, vaisseaux superposés ; L, faisceau criblé médian.

après la résorption des vaisseaux alternes et intermédiaires, par la présence du canal sécréteur et l'existence de deux groupes cribro-vasculaires séparés. Le cotylédon récent manque de canal sécréteur et ne possède qu'un groupe cribro-vasculaire unique et médian (L, S, fig. 34).

A côté du type que nous venons de décrire, il existe d'autres plantules qui présentent des différences assez grandes. Ces différences portent soit sur le nombre des cotylédons, soit sur le nombre des faisceaux primitifs, soit enfin sur l'insertion plus ou moins symétrique des cotylédons par rapport à ces faisceaux vasculaires primitifs.

Sur le développement des Cryptogames vasculaires (1). — La septième Note signale le défaut de concordance qui existe entre la nomenclature des Phanérogames et celle des Cryptogames. On appelle tige, chez les Phanérogames, le massif cellulaire issu des premiers cloisonnements de l'œuf, tandis que chez les Cryptogames vasculaires, on donne le même nom de tige au quart seulement du massif cellulaire issu des premiers cloisonnements de l'œuf. Il en résulte que, chez les premières, la tige produit la première feuille et la première racine, tandis que chez les secondes, la première feuille et la première racine sont produites directement par l'œuf, au même titre que la tige. En d'autres termes, chez les Phanérogames, la tige est la mère de la première feuille et de la première racine, tandis que chez les Cryptogames, la tige n'est que la sœur de la première feuille et de la première racine.

En suivant le développement dans certaines Fougères, telles que *Polypodium Preslianum*, où le début du développement de la plante est très lent, on voit se différencier une plantule reliée au prothalle, par l'intermédiaire du pied, et composée d'une racine et d'une feuille, entre lesquelles une portion non différenciée subsiste sous forme d'un petit mamelon à peine saillant.

Quand la première feuille a atteint un assez grand développement, ce petit mamelon donne naissance à une portion qui continue le pied, à une seconde feuille, à une seconde racine et à une quatrième portion non différenciée. Cette seconde feuille et cette seconde racine constituent ensemble une deuxième plantule semblable à la première et comme elle reliée aux parties précédentes, par la portion qui continue directement le pied dont elle a la structure. Si, pour cette raison, on donne le nom de pied à cette portion intermédiaire, nous dirons que le petit mamelon a donné : un pied, une seconde feuille, une seconde racine et une portion non différenciée.

Ces quatre parties occupent, l'une par rapport à l'autre, une position semblable aux quatre premières, car entre la seconde feuille et son pied se trouve située la portion non encore diffé-

(1) *Compt. Rend. Acad. des Sc.*, 22 février 1904.

renciée, sous la forme d'un petit mamelon à peine saillant.

Quand la seconde feuille a atteint un certain développement, ce mamelon se cloisonne et donne naissance à un pied, à une troisième feuille, à une troisième racine et à une portion non différenciée. La troisième racine et la troisième feuille constituent une troisième plantule semblable aux deux premières et comme elles reliée aux parties précédentes par son pied.

Entre ce pied et la troisième feuille se trouve la portion non différenciée qui, un peu plus tard, entre en voie de cloisonnement actif, formant un quatrième mamelon qui se comportera comme les précédents, et ainsi de suite. La Fougère s'édifie donc par une succession de plantules élémentaires (racine-feuille) reliées entre elles par leurs pieds.

Mais à mesure que le développement se poursuit, il s'accélère, entraînant la fusion plus ou moins grande des plantules successives.

En effet, tandis que la deuxième plantule ne commence à se différencier qu'après le développement presque complet de la première, la cinquième peut commencer déjà à se différencier, alors que la quatrième est à peine ébauchée. Il en résulte que la croissance intercalaire de la première plantule élevant notablement le second mamelon, la deuxième plantule produite par ce second mamelon naît à une distance notable (dans le temps et dans l'espace) de la première, dont elle se trouve nettement distincte; tandis que la croissance intercalaire n'ayant pas le temps d'agir sur la quatrième plantule, la cinquième naît à une distance très faible (dans le temps et dans l'espace) de cette dernière, et une fusion se produit entre leurs parties voisines. Il en résulte aussi que l'angle d'insertion, qui est de 180° entre la seconde feuille et la première devient beaucoup plus petit entre les feuilles suivantes. Enfin, le nombre des éléments croissant à chaque génération nouvelle, et les générations naissant à des niveaux de plus en plus rapprochés, il se produit un accroissement rapide, dans le sens transversal, du corps formé par l'ensemble des parties ainsi fusionnées.

C'est ce corps qu'on appelle tige. Aussi, sa structure se complique avec l'âge et varie beaucoup suivant le niveau considéré.

Sur la persistance de la structure alterne dans les cotylédons du Lamier blanc et de plusieurs autres Labiées (1). — La septième Note est une réponse à une communication faite en 1903 à l'Académie des Sciences (2). Dans cette communication, la disposition alterne était signalée dans les cotylédons de plusieurs Labiées, mais la structure de la plantule était décrite de façon inexacte. En outre, pour expliquer la disposition de la racine, l'auteur faisait intervenir la rotation des faisceaux vasculaires.

Afin de justifier l'interprétation qui me paraît évidente, surtout dans le cas où la disposition alterne persiste jusque dans les cotylédons, je rappelle que la persistance signalée chez les Labiées a été indiquée par moi à plusieurs reprises, dans d'autres plantes, en vue d'établir que les mêmes formations vasculaires se produisent avec le même ordre de succession dans le cotylédon et dans la radicule.

Je déclare que dans le *Lamium album*, ainsi que dans les autres Labiées indiquées, les deux faisceaux vasculaires primitifs de la radicule sont continués jusque dans les cotylédons, en demeurant toujours dans le même plan qui est le plan de symétrie des cotylédons. *Ces deux faisceaux ne se partagent pas en deux masses*, comme on l'indique, *et il ne se produit aucune rotation.*

Ce cas du *Lamium album* doit être rapproché du cas du *Raphanus sativus*, qui m'a servi de premier type, et l'accélération qu'il présente est moindre encore, de sorte que les différentes phases du développement sont plus nettement indiquées dans les cotylédons du *Lamium* que dans ceux du *Raphanus*.

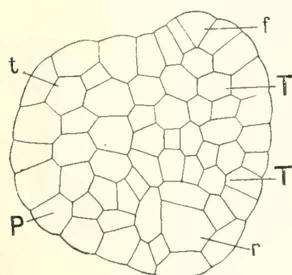
En outre, j'insiste sur la disparition des premiers vaisseaux différenciés qui a lieu dans la suite du développement, après leur résorption complète. C'est pourquoi plus tard, on ne trouve dans les cotylédons que les vaisseaux superposés. Ce sont ces derniers seulement qui forment avec les éléments criblés les groupes cribro-vasculaires regardés comme caractéristiques de la structure foliaire.

Si donc on prend cette dernière structure comme point de

(1) *Compt. Rend. Acad. des Sc.*, 21 mars, 1904.
(2) *Comp. Rend. Acad. des Sc.*, t. 137, p. 804.

départ, pour reconstituer la racine, il est désormais évident qu'on entreprend de reconstituer l'appareil conducteur tout entier, à l'aide de sa seule portion superposée. Or, cela ne peut réussir, car les hypothèses les plus ingénieuses ne sauraient remplacer les éléments primaires disparus.

Formation de la tige chez les Cryptogames vasculaires (1). — La neuvième Note fait disparaître le défaut de concordance signalé dans la septième, en tenant compte exactement du mode de formation des diverses parties de la plantule. Si l'on appelle tige le massif cellulaire issu des premiers cloisonnements de l'œuf, chez les Cryptogames, ainsi qu'on le fait chez les Phanérogames, on voit une des cellules (*r*, fig. 35) de cette tige s'individualiser et produire par ses cloisonnements répétés la première racine, tandis qu'une autre cellule (*f*, fig. 35) s'individualisant aussi, devient la cellule mère de la première feuille. On peut donc dire que la tige (T, T, fig. 35) produit la première feuille (F, fig. 36)



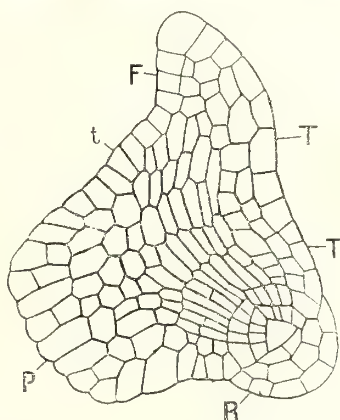


Fig. 35. — Coupe longitudinale de l'embryon en voie de développement (*Asplenium klotschii*). — P, pied ; *r*, cellule initiale de la première racine ; *f*, cellule initiale de la première feuille ; T, T, portion de la tige unissant la première feuille et la première racine ; *t*, portion du méristème primitif correspondant au quartier supéro-antérieur désigné généralement sous le nom de tige.

Fig. 36. — État plus âgé que le précédent. — R, première racine ; F, première feuille ; P, pied ; T. T, tige avec son méristème terminal *t*.

et la première racine (R, fig. 36). Ce n'est pas tout le segment inféro-postérieur qui produit la première racine, c'est seulement une de ses cellules, les autres devant être attribuées à la tige. De même, c'est une seule cellule du segment inféro-antérieur

(1) *Bull. de la Soc. Bot. de France*, IV[e] série, t. VI, 1906.

attribué jadis tout entier à la première feuille qui donne naissance à cette feuille, les autres cellules de ce segment devant aussi être attribuées à la tige.

La première racine est formée aux dépens de son initiale, de la même manière qu'une racine d'ordre quelconque et ses éléments conducteurs sont groupés en deux faisceaux criblés (C, fig. 37) et deux faisceaux vasculaires (*l*, *l'*, fig. 37) disposés en alternance.

La première feuille forme d'abord sa partie pétiolaire, par le cloisonnement de la cellule individualisée. Ensuite, le limbe prend naissance et, quand il est lobé, chaque lobe est produit par une initiale particulière qui se différencie aux dépens de

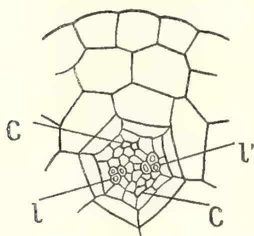


Fig. 37. — Portion d'une coupe transversale de la première racine. — C, faisceau criblé ; *l*, *l'*, faisceaux vasculaires.

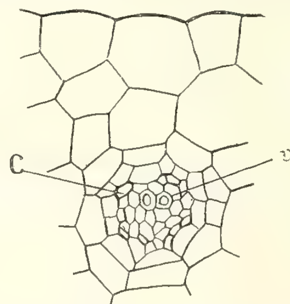


Fig. 38. — Portion d'une coupe transversale du pétiole de la première feuille. — C, un des tubes criblés disposés en cercle ; *v*, vaisseaux disposés à l'intérieur du cercle criblé.

l'initiale primitive. Les premiers tubes criblés (C, fig. 38) se différencient dans la portion basilaire de cette feuille où ils se montrent inégalement espacés suivant un cercle assez régulier. Après se différencie un premier vaisseau (*v*, fig. 38) suivi de quelques autres situés à l'intérieur du cercle criblé.

La disposition est donc concentrique dans la première feuille (fig. 38), tandis que dans la première racine elle est alterne (fig. 37).

Au début, l'appareil conducteur de la racine et de la feuille sont reliés l'un à l'autre, mais c'est seulement le faisceau vasculaire de la racine le plus éloigné du prothalle (*l'*, fig. 39) qui est ainsi relié au faisceau vasculaire de la feuille, en même temps que les deux moitiés correspondantes des deux faisceaux

criblés de la racine se trouvent reliées au faisceau criblé du cotylédon.

C'est aux dépens des éléments situés primitivement entre les

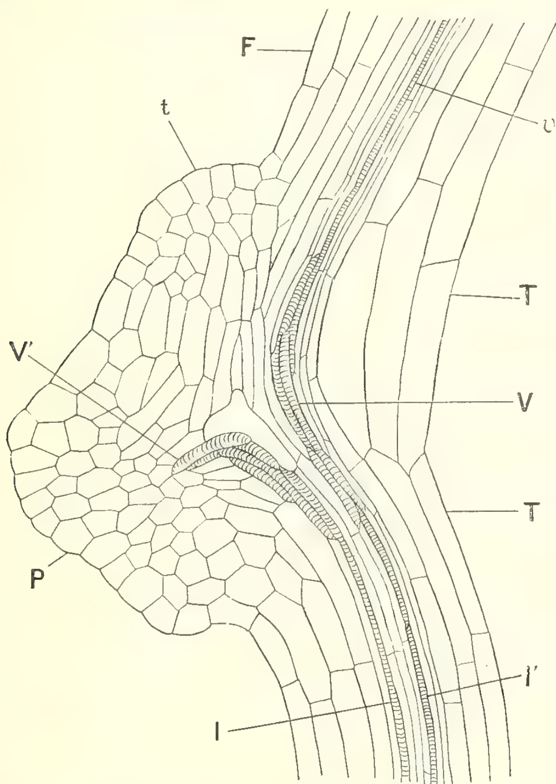


Fig. 39. — Coupe longitudinale de la plantule. État plus âgé que celui représenté (fig. 36) (*A. Kotschii*). — V, vaisseaux de la tige reliant les vaisseaux *l'* de la première racine aux vaisseaux *v* de la première feuille ; V', vaisseaux de la tige (pied) en relation avec les vaisseaux *l* de la première racine.

deux cellules individualisées, l'une comme cellule initiale de racine, l'autre comme cellule initiale de tige, que se différencient les tubes criblés et les vaisseaux qui établissent la continuité de l'appareil conducteur. Ces tubes criblés et ces vaisseaux se disposent de telle façon, qu'on passe graduellement du type concentrique de la feuille au type alterne de la racine. Par conséquent, cette portion de tige (T, T, fig. 39, 40 et 41) a une structure variable, à chaque niveau, et tout à fait subordonnée aux structures de la racine (R) et de la feuille (F) qu'elle unit l'une à l'autre.

L'autre moitié de l'appareil conducteur de la racine s'unit aux éléments conducteurs du pied (P, fig. 39) qui ont, dans cette partie, la disposition concentrique, les tubes criblés étant

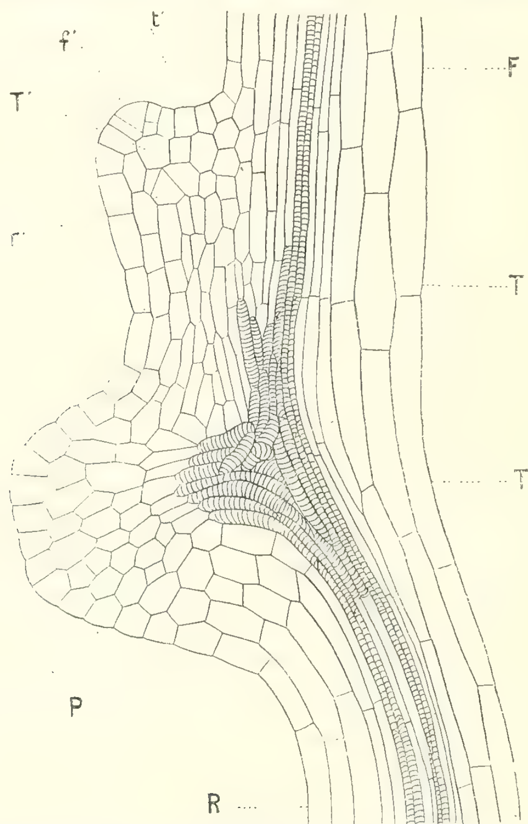


Fig. 40. — État plus âgé que le précédent (fig. 39). — f', cellule initiale de la seconde feuille; r', cellule initiale de la seconde racine; T' portion de tige unissant la seconde feuille et la seconde racine; t', méristème terminal.

situés au pourtour d'une région centrale entièrement occupée par des vaisseaux courts et renflés.

Quand la première feuille et la première racine ont acquis la plus grande partie de leur développement, le quartier antéro-supérieur dont les cellules sont demeurées sans différenciation spéciale, sous forme d'un petit mamelon (t, fig. 39) à peine saillant, se trouve situé à l'aisselle de la première feuille (F) à la façon d'un bourgeon.

Ce petit mamelon devenant actif, une de ses cellules (f', fig. 40) s'individualise sous forme d'initiale et, par son cloi-

sonnement, donne la seconde feuille; tandis qu'une autre de ses cellules (r', fig. 40), peu distante, devient l'initiale de la seconde racine.

La seconde feuille (F', fig. 41) a sensiblement même structure

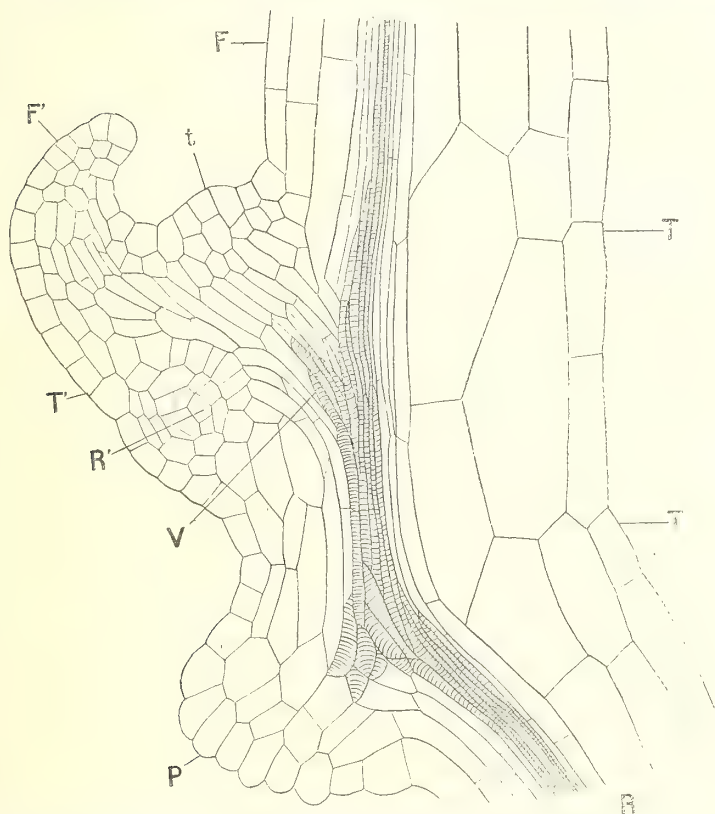


Fig. 41. — Etat encore plus âgé que les précédents. — F', seconde feuille ; R', seconde racine ; *t*, méristème terminal.

concentrique que la première feuille. La seconde racine (R', fig. 41) a aussi même structure alterne que la première racine. Le raccordement de la seconde racine et de la seconde feuille se fait aux dépens des éléments d'origine directe (T', fig. 40 et 41) situés primitivement entre leurs deux initiales, de la même manière que se produit le raccordement entre la première racine et la première feuille. L'autre moitié de l'appareil conducteur de la second racine est unie à l'appareil conducteur du pied par des tubes criblés et des vaisseaux

(V, fig. 41) d'origine directe, c'est-à-dire appartenant à la tige. Ces tubes criblés et ces vaisseaux se disposent de telle façon qu'on passe graduellement de la disposition concentrique du pied à la disposition alterne de cette seconde racine.

Les cellules du mamelon, demeurées sans différenciation spéciale, forment encore un petit mamelon (*t*, fig. 41) situé à l'aisselle de la seconde feuille (F′, fig. 41), où il constitue un véritable méristème terminal, qui n'est que la continuation du méristème primitif. Plus tard, le méristème donne naissance aux initiales de la troisième feuille et de la troisième racine, et le développement de la plante se poursuit ainsi, donnant successivement des feuilles et des racines qui procèdent toujours de cellules initiales préalablement individualisées, tandis que la tige s'accroît directement.

Les feuilles suivantes acquièrent une taille plus grande, aussi leur structure est-elle d'ordinaire plus compliquée. D'autre part, le rapport entre le nombre des feuilles et le nombre des racines peut varier dans un sens ou dans l'autre. Enfin l'accélération du développement se manifeste par l'apparition plus rapprochée des feuilles successives. Toutes ces causes rendent ultérieurement la distinction entre les formations directes et indirectes beaucoup plus difficile qu'au début. C'est pourquoi il est indispensable de prendre l'œuf pour point de départ, quand on veut suivre exactement la marche du développement.

Cette Note se résume par les conclusions suivantes :

1° La tige naît directement de l'œuf et produit les racines et les feuilles, par l'intermédiaire de cellules initiales spécialement différenciées.

2° Les racines et les feuilles ont une structure propre à laquelle se montre subordonnée la structure de la tige.

La présente Note avait surtout pour objet de montrer la différence qui existe entre les Cryptogames et les Phanérogames, au point de vue de la structure de l'appareil conducteur. Ici, la disposition des éléments conducteurs dans la feuille est prise comme point de départ, et on indique le raccordement graduel qui s'établit, aux dépens des éléments de la tige, entre cette disposition concentrique et la disposition alterne de la racine.

D'autre part, la disposition des éléments conducteurs dans le pied doit être aussi regardée comme une disposition primitive. Elle est concentrique, ainsi que nous l'avons vu, comme dans la première feuille, et le raccord se fait graduellement avec la disposition alterne de la racine. Ainsi, dans ces plantes, le développement de l'appareil conducteur a sa phase initiale dans la feuille (ou dans le pied) et non dans la racine ; tandis que dans tous les exemples précédents, la phase initiale, au contraire, était représentée dans la racine. C'est là une constatation dont l'importance n'a pas besoin d'être soulignée.

Persistance de la disposition alterne ou primitive dans les cotylédons de la Betterave (*Beta vulgaris*) et de plusieurs autres Chénopodiacées (1). — La dixième Note est consacrée à l'étude des plantules dans la famille des Chénopodiacées. Dans cette famille, la disposition alterne persiste fréquemment jusque dans les cotylédons. Ce fait devait être signalé avec d'autant plus d'insistance que les descriptions anatomiques les plus récentes avaient servi de base à une interprétation qui le contredit. En effet, dans le mémoire auquel je fais allusion, l'auteur, confirmant d'ailleurs, à ce point de vue, l'opinion régnante, décrit la manière dont se fait la transformation des faisceaux normaux de la racine en faisceaux caulinaires de la tige.

Dans la présente Note, je rappelle d'abord que les Chénopodiacées ont été étudiées, dans leur structure, par un certain nombre d'auteurs.

Dès 1839, Decaisne (2) montra que le tubercule de la Betterave (*Beta*), dans la plus grande partie de sa longueur, rentre dans la structure des racines par tout ce qui dépend de la composition de ses différentes parties.

Plus tard, Van Tieghem (3) donna de la racine de la même plante une description très précise.

Ensuite, Prillieux (4) étudia le développement de deux espèces du même genre. Il trouva que le caractère essentiel de la racine,

(1) *Bull. Soc. Bot. de France*, IVe série, t. VI, 1906.

(2) Decaisne, *Compt. Rend. Acad. des Sc.*, 1838.

(3) Van Tieghem (Ph.), Symétrie de structure des plantes vasculaires (*Ann. des Sc. Nat.*, 1re série, t. XIII, 1870).

(4) Prillieux (Ed.). Anatomie comparée de la tigelle et du pivot de la betterave pendant la germination (*Bull. Soc. Bot. de France*, 1877).

tiré de l'organisation du système vasculaire primordial et du mode d'apparition des vaisseaux, n'est pas exclusivement propre au pivot et que la tigelle de la Betterave le présente aussi nettement que la racine.

Enfin Fron, reprenant l'étude de *Beta vulgaris*, a donné plusieurs figures représentant l'hypocotyle à différents niveaux. Il décrit la division des faisceaux libériens et des faisceaux ligneux. Il décrit aussi les diverses phases de la rotation des faisceaux vasculaires qui se transforment ainsi en faisceaux cribro-vasculaires ou caulinaires. Enfin, il fait naître de ces faisceaux caulinaires les faisceaux qui vont aux cotylédons, ou faisceaux cotylédonaires. La plantule qui a fourni les coupes étudiées par Fron est également figurée; elle montre entre ses cotylédons largement épanouis deux feuilles ayant 8 millimètres de longueur.

Or, une telle plantule est évidemment trop âgée pour qu'on puisse y constater encore la présence des éléments qui n'ont qu'une durée éphémère. Il faut choisir des plantules beaucoup plus jeunes, dont les cotylédons ne sont pas encore épanouis et dont la radicule atteint à peine 1 centimètre de longueur.

Sur de telles plantules, on constate aisément que les deux faisceaux vasculaires alternes sont continués de la radicule, dans toute la longueur de l'hypocotyle (B, fig. 42), jusque dans les cotylédons (B, fig. 43). En passant de l'hypocotyle aux cotylédons, ils se réfléchissent assez fortement, mais ils demeurent toujours dans le même plan vertical. Ainsi, les deux faisceaux vasculaires primitifs ne se divisent pas et ne subissent aucun mouvement de rotation.

Les deux faisceaux criblés de la radicule se continuent de même, dans la plus grande partie de l'hypocotyle; puis, au-dessous des cotylédons, ils sont continués chacun par deux demi-faisceaux criblés (L, fig. 42), qui s'écartent l'un de l'autre pour se réfléchir, l'un vers le cotylédon de gauche, l'autre vers le cotylédon de droite.

En faisant une coupe transversale de l'hypocotyle, immédiatement au-dessous des cotylédons, on voit les deux faisceaux vasculaires (B, fig. 42) alternes avec les quatre demi-faisceaux criblés (L, fig. 42) que nous venons d'indiquer. Chaque

faisceau vasculaire, continuation directe du faisceau vasculaire de la radicule, comme nous l'avons dit, est formé de deux vaisseaux disposés en file radiale. Chaque demi-faisceau criblé correspond à une moitié seulement d'un faisceau criblé de l'hypocotyle, qui est lui-même la continuation d'un faisceau criblé de la radicule.

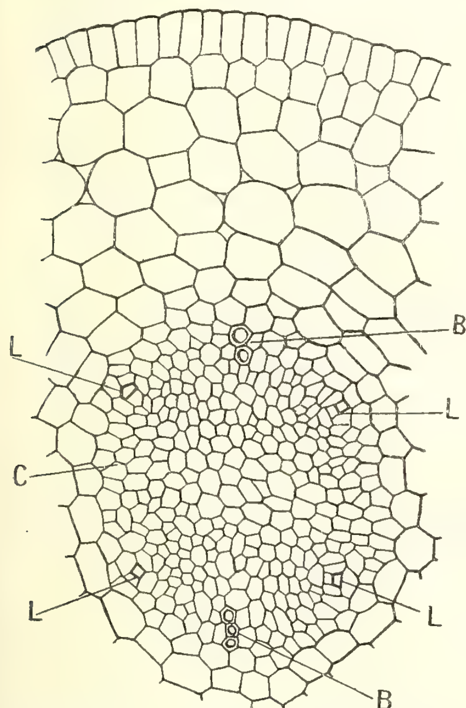


Fig. 42. — *Beta vulgaris.* — Coupe transversale de l'hypocotyle menée au-dessous des cotylédons. — L, demi-faisceau criblé ; B, faisceau vasculaire alterne ou primitif ; C, cellules de conjonctif, situées entre les deux demi-faisceaux criblés, qui se cloisonneront plus tard pour produire les faisceaux libéroligneux ou caulinaires.

Si l'on fait une section transversale à la base d'un cotylédon (fig. 43), on retrouve ces deux sortes de faisceaux avec la même disposition. Ainsi, dans cette première phase du dévelop-

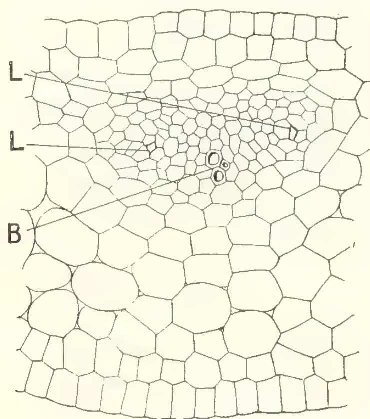


Fig. 43. — *Beta vulgaris.* — Portion de coupe transversale menée à la base du cotylédon ; L, demi-faisceau criblé ; B, faisceau vasculaire alterne.

pement, l'appareil conducteur est représenté exclusivement, dans tout l'hypocotyle, par les faisceaux alternes que nous venons d'énumérer, et il n'y a encore aucune trace de faisceaux caulinaires. Il n'y a même pas encore de vaisseaux intermédiaires différenciés, à plus forte raison, pas de vaisseaux superposés. Par conséquent, les faisceaux cotylédonaires déjà formés ne naissent point des faisceaux caulinaires. Ils sont la continuation directe des faisceaux de la radicule et leur

origine primitive est attestée par leur disposition alterne.

C'est dans l'espace laissé libre entre les demi-faisceaux criblés d'un même côté, par suite de leur écartement, qu'apparaîtront plus tard les faisceaux caulinaires. Les cellules non différenciées que l'on voit dans cet espace (C, fig. 42) se diviseront pour leur donner naissance.

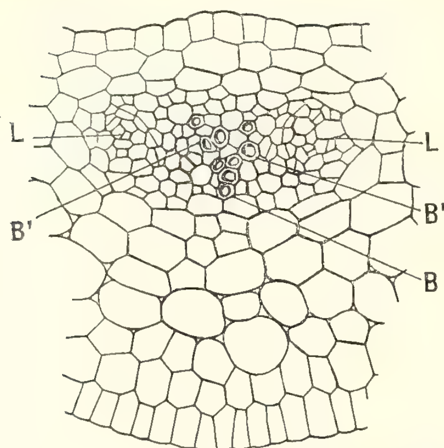


Fig. 44. — *Beta vulgaris.* — Portion de coupe transversale menée à la base du cotylédon. État plus âgé que le précédent. — B, vaisseaux alternes ; B' vaisseaux intermédiaires ; L, demi-faisceau criblé.

En suivant la marche du développement de l'appareil conducteur, sur une série de plantules de plus en plus âgées, à partir de la

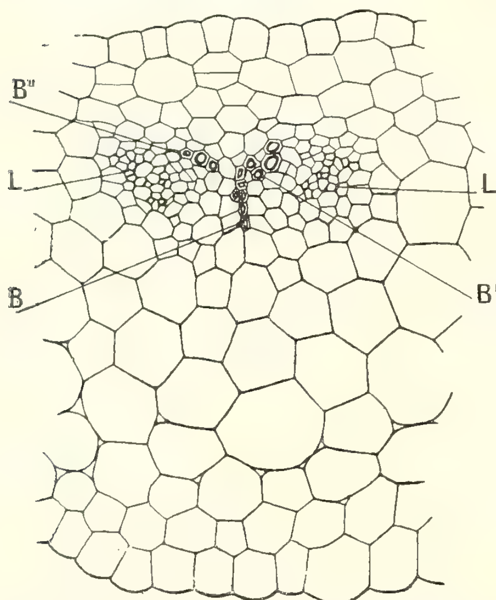


Fig. 45. — *B. vulgaris.* — Portion de coupe transversale menée à la base du cotylédon. — B'', vaisseaux superposés ; B, vaisseaux alternes en voie de résorption.

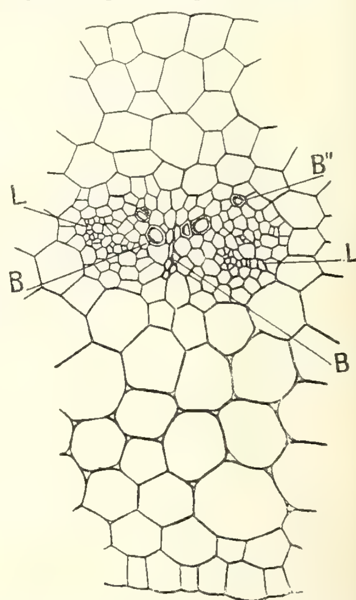


Fig. 46. — *B. vulgaris.* — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon, montrant une résorption plus avancée des vaisseaux primitifs B.

précédente, on constate qu'elle s'effectue de la manière suivante.

De nouveaux vaisseaux se différencient en dedans des précédents, formant avec eux un faisceau nettement alterne (B, fig. 44).

Puis, des vaisseaux intermédiaires (B′, fig. 44) se différencient de part et d'autre de ces derniers. C'est d'abord dans les cotylédons qu'on les observe, après seulement dans l'hypocotyle.

Enfin, des vaisseaux superposés (B″ fig. 45) se différencient ensuite et des cloisonnements secondaires se montrent entre ces vaisseaux superposés et les derniers tubes criblés.

Pendant que de nouveaux vaisseaux superposés (B″, fig. 46)

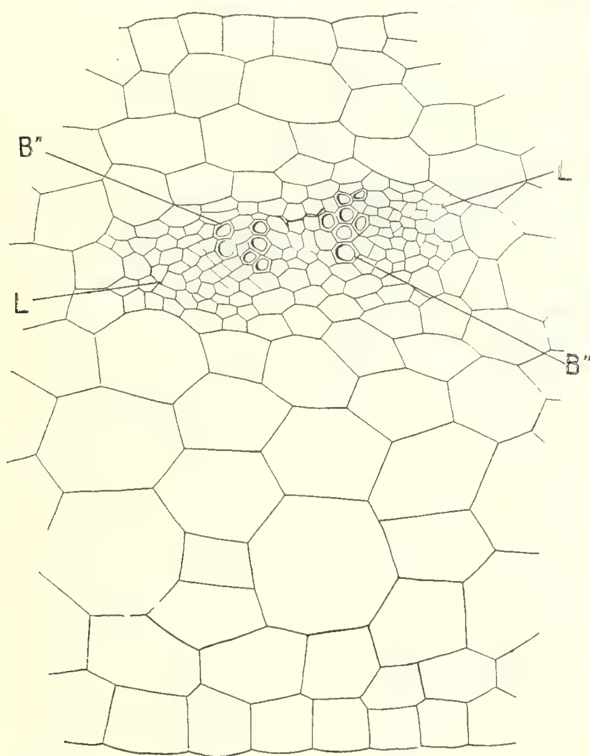


Fig. 47. — *B. vulgaris.* — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon complètement développé. — Les vaisseaux superposés B″ forment, avec les demi-faisceaux criblés L, deux groupes libéro-ligneux entre lesquels on distingue à peine la trace des vaisseaux intermédiaires disparus.

se différencient à la suite des précédents, les premiers vaisseaux alternes entrent en voie de résorption (B, fig. 46), puis disparaissent. Ensuite, les autres vaisseaux alternes disparaissent, aussi, de sorte que sur des plantules plus âgées on n'en retrouve aucune trace dans les cotylédons (fig. 47).

Mais, à mesure qu'on descend des cotylédons vers la radicule, on constate que la différenciation des éléments conducteurs est de plus en plus tardive.

Ainsi, dans notre plantule, les vaisseaux alternes ont disparu à la partie supérieure de l'hypocotyle, comme dans les cotylédons, et les vaisseaux superposés sont différenciés. Mais un peu plus bas, les derniers vaisseaux alternes subsistent encore et les premiers vaisseaux superposés ne sont pas différenciés. Plus bas encore, presque tous les vaisseaux alternes subsistent et il y a seulement quelques vaisseaux intermédiaires en voie de différenciation. Enfin, dans la radicule, il n'y a pas encore de vaisseaux intermédiaires différenciés, la phase primitive est seule représentée.

Par conséquent, si l'on prenait cette troisième plante comme point de départ pour l'étude du développement de l'appareil conducteur, on regarderait son organisation comme correspondant à l'état primitif, ne tenant aucun compte des vaisseaux qui ont disparu.

Par suite, tous les vaisseaux existant dans cette plante à ce moment seraient considérés comme primitifs, au même degré, et, suivant l'usage devenu classique, on identifierait, les vaisseaux *intermédiaires* de l'hypocotyle et les vaisseaux *superposés* des cotylédons aux vaisseaux *alternes* de la radicule.

Pour expliquer leur situation différente, on serait d'ailleurs obligé d'imaginer un dédoublement du faisceau ligneux de la radicule, puis une rotation de chaque partie résultant de ce dédoublement.

Or, notre plante correspond précisément à l'exemplaire choisi par Fron comme point de départ du développement. Cela montre comment il a été conduit à confirmer cette triple hypothèse de l'*identification*, du *dédoublement* et de la *rotation*.

Afin d'expliquer maintenant comment il a pu faire naître les faisceaux cotylédonaires des faisceaux caulinaires, nous allons indiquer le mode de formation de ces derniers.

Quand les vaisseaux superposés des faisceaux cotylédonaires commencent à se différencier dans la portion supérieure de l'hypocotyle, les cellules (C, fig. 42) situées entre les deux demi-faisceaux criblés, demeurées jusque-là à l'état de parenchyme,

se cloisonnent pour donner naissance à des arcs cribro-vasculaires qui sont le début des faisceaux caulinaires. Ces arcs s'unissent latéralement aux faisceaux cotylédonaires préexistants, puis se continuent parallèlement entre eux, vers le haut, au nombre de quatre, alors que les faisceaux cotylédonaires se réfléchissent, comme nous l'avons vu, de chaque côté, vers les cotylédons.

Ces faisceaux cotylédonaires n'ont qu'un accroissement fort limité, tandis que les faisceaux caulinaires acquièrent un développement de plus en plus grand. Il en résulte que ces derniers arrivent à prendre, vis-à-vis des premiers, l'apparence d'un tronc, par rapport à ses branches, et un observateur non prévenu de leur ordre de formation pourra prendre le faisceau cotylédonaire pour une simple ramification du faisceau caulinaire. C'est précisément ce qui est arrivé à l'auteur dont nous parlons.

Nous allons reproduire la description d'un second type, l'*Atriplex hastata*, dans lequel Gérard décrit (1) à la partie supérieure de l'hypocotyle, de chaque côté, « deux faisceaux libéro-ligneux orientés suivant la sécante et confondus par leur extrémité interne ; ces faisceaux se trouvent encore dans les cotylédons inclinés de 45 degrés sur le rayon ». Cette indication témoigne d'une observation fort exacte, comme la plupart des autres observations de cet auteur, mais elle correspond déjà à un stade avancé du développement. En effet, la plante qui a servi à cette étude avait 8 centimètres de longueur. Si l'on se rappelle ce que nous avons dit à propos de la Betterave, on comprendra bien vite qu'une telle plante est beaucoup trop âgée pour montrer les premiers états de son développement. Gérard fait remarquer, d'ailleurs, que dans sa plante les formations secondaires tiennent déjà une certaine place, mais il estime qu'on peut, néanmoins, se rendre compte de la disposition primaire.

Fron reprit cette étude (2) sur un exemplaire de même âge que le précédent. Il constata que chaque massif libérien primaire, à quelques millimètres au-dessus de la base de l'hypocotyle, s'allonge tangentiellement et se divise. De même, les faisceaux ligneux se fractionnent en quatre branches, dont la portion

(1) Gérard, *loc. cit.*, p. 389.
(2) Fron, *loc. cit.*

interne vient s'appliquer contre chacune des quatre régions libériennes, de telle sorte que dès ce niveau les quatre faisceaux libéro-ligneux sont constitués. Ce sont les quatre faisceaux caulinaires. Ces faisceaux marchent d'abord parallèlement, puis se divisent un peu au-dessous des cotylédons pour donner naissance aux faisceaux cotylédonaires.

Ces descriptions doivent être modifiées dans le même sens que pour la Betterave.

En prenant des plantules, dès le début de leur germination, nous constatons que les deux faisceaux criblés de la radicule sont continués, dès la base de l'hypocotyle, chacun par deux demi-faisceaux criblés, qui s'écartent l'un de l'autre de façon à occuper les quatre angles d'un carré. Il en résulte que le cylindre central présente une section carrée assez caractéristique, chaque demi-faisceau criblé ayant toutefois sa face externe un peu arrondie. Cet aspect se maintient dans l'hypocotyle jusqu'au voisinage des cotylédons.

Les deux faisceaux vasculaires de la radicule sont relativement moins développés que les faisceaux criblés ; ils sont seulement représentés encore par quelques vaisseaux alternes disposés en file radiale. Ces faisceaux sont continués de la radicule dans toute la hauteur de l'hypocotyle, puis ils se réfléchissent en dehors, dans les cotylédons, sans se dédoubler et sans subir aucun mouvement de rotation, en même temps que les deux demi-faisceaux criblés qui leur correspondent.

Sur une coupe transversale de la base du cotylédon, on voit le faisceau vasculaire alterne (B, fig. 48) représenté par trois vaisseaux disposés en file radiale entre les deux demi-faisceaux criblés (L, fig. 48).

A ce stade, dans tout l'hypocotyle, on ne trouve que ces deux faisceaux vasculaires alternes avec ces quatre demi-faisceaux criblés. Ces deux sortes de faisceaux sont entièrement destinées aux cotylédons, pour le moment, et aucune trace de faisceaux superposés ou caulinaires n'est encore visible.

L'accélération du développement est encore plus accusée ici que dans la Betterave. Cela est de toute évidence en ce qui concerne les faisceaux criblés qui, au voisinage de la base de l'hypocotyle, sont continués chacun par deux demi-faisceaux

criblés. Cela se constate aisément aussi pour les faisceaux vasculaires, car les premiers vaisseaux sont nettement différenciés dans les cotylédons, alors qu'on peut à peine les distinguer dans l'hypocotyle.

Ensuite, des vaisseaux intermédiaires se différencient de part et d'autre des vaisseaux alternes; puis de nouveaux vaisseaux se différencient à leur suite et se trouvent superposés aux demi-faisceaux criblés, en même temps que se montrent les premiers cloisonnements secondaires.

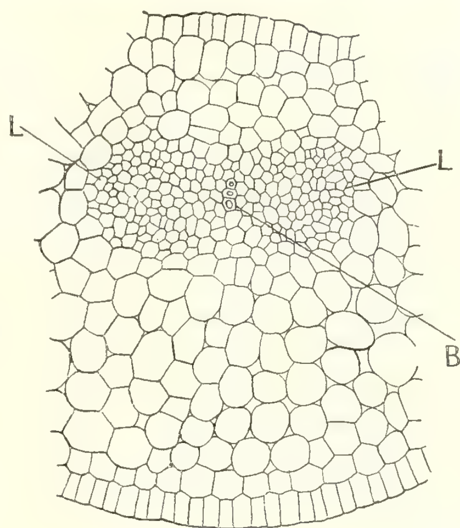


Fig. 48. — *Atriplex hastata.* — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon très jeune. — L, demi-faisceau criblé ; B, faisceau vasculaire alterne.

Pendant que ces derniers vaisseaux apparaissent, les premiers vaisseaux différenciés entrent en voie de régression. Dans la base des cotylédons, ainsi que dans la région supérieure de l'hypocotyle, les vaisseaux alternes disparaissent bientôt, de sorte que si l'on examine des plantules arrivées à ce stade de développement, au-dessus d'un certain niveau de l'hypocotyle, on ne retrouve plus trace du faisceau vasculaire alterne. On peut alors regarder les vaisseaux intermédiaires comme formant ensemble des faisceaux réunis par leur extrémité interne, selon l'expression de Gérard, que l'on prend alors pour les faisceaux primitifs.

En réalité, dans *Atriplex hastata*, comme dans *Beta vulgaris*, la disposition alterne peut s'observer jusque dans la base des cotylédons, et c'est seulement dans les cotylédons que se fait le passage de la disposition alterne à la disposition superposée. Ce passage a lieu à la manière ordinaire, par suppression des phases alterne et intermédiaire. A mesure qu'on s'éloigne de la base du cotylédon, on constate que les deux demi-faisceaux

criblés sont de moins en moins écartés, puis se montrent continués par un groupe criblé unique et médian en dessus desquels se différencient les vaisseaux superposés.

Dans l'hypocotyle, les faisceaux dits caulinaires se forment aux dépens des cellules situées entre les demi-faisceaux criblés issus du même faisceau primitif. Ces cellules, par cloisonnement actif, donnent naissance à des arcs cribro-vasculaires unis latéralement aux faisceaux cotylédonaires qui, à ce stade, possèdent aussi des vaisseaux superposés. Ces arcs cribro-vasculaires se continuent parallèlement vers le haut, tandis que les faisceaux cotylédonaires se réfléchissent en dehors vers les cotylédons. Ces faisceaux caulinaires, s'accroissant rapidement, prennent, comme dans la Betterave, l'apparence d'un tronc dont le faisceau cotylédonaire ne serait qu'un rameau. C'est cette apparence qui est montrée par l'appareil conducteur d'une plantule ayant 7 à 8 centimètres de longueur, c'est-à-dire telle que l'exemplaire choisi par Gérard, puis par Fron, pour servir de point de départ à leur étude.

Désirant étendre nos conclusions à la famille des Chénopo-

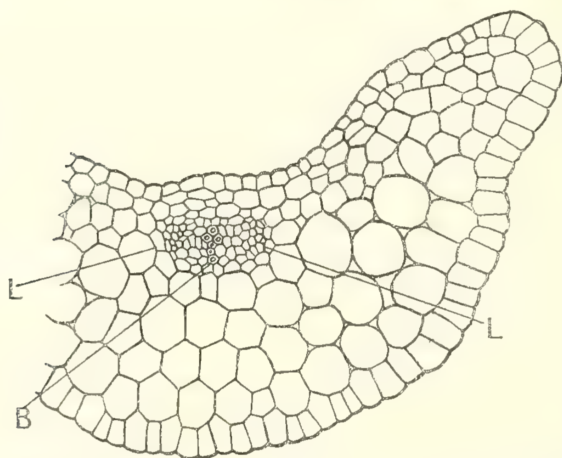


Fig. 49. — *Roubieva multifida.* — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon en voie d'épanouissement. — B, faisceau vasculaire alterne ; L, demi-faisceau criblé.

diacées, nous avions étudié un assez grand nombre de plantes de cette famille et nous avons présenté de brèves descriptions accompagnées de plusieurs figures relatives à ces plantes. Nous

nous bornerons à citer ces exemples. Outre *Beta vulgaris*, nous avons constaté que d'autres espèces du genre *Beta*, de même que d'autres espèces du genre *Atriplex* sont susceptibles de descriptions presque semblables.

Dans *Roubieva multifida* (fig. 49), *Blitum capitatum*

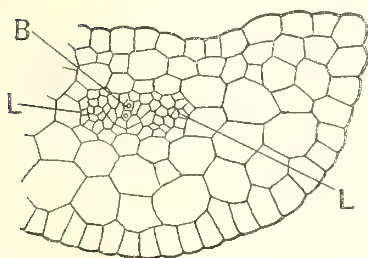


Fig. 50. — *Blitum capitatum.* — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon très jeune. — B, faisceau vasculaire alterne; L, demi-faisceau criblé.

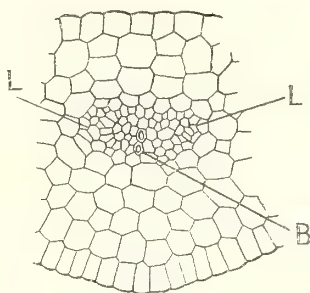


Fig. 51. — *Corispermum hyssopifolium.* — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon très jeune. — B, faisceau vasculaire alterne; L, demi-faisceau criblé.

(fig. 50), *Corispermum hyssopifolium* (fig. 51), la disposition alterne s'observe à la base des cotylédons avec une netteté très grande. Elle est représentée souvent par trois à quatre vaisseaux situés en file radiale entre les deux demi-faisceaux criblés.

Dans *Kochia scoparia*, le système vasculaire se différencie tardivement par rapport au système criblé et plusieurs éléments du faisceau vasculaire sont susceptibles d'être remplacés par une lacune, soit à la base du cotylédon, soit à la partie supérieure de l'hypocotyle.

Dans *Suaeda maritima*, dans *Halogeton monandrus*, la disposition alterne s'observe aussi jusque dans les cotylédons, et il est facile d'en constater l'existence parce que sa disparition s'effectue assez lentement, surtout dans cette dernière espèce.

Dans *Basella rubra*, les demi-faisceaux criblés (L, fig. 52) prennent à la base des cotylédons une orientation presque radiale, aussi l'alternance en paraît pour ainsi dire exagérée. Quand les vaisseaux alternes (B, fig. 52) ont disparu, il reste deux demi-faisceaux cribro-vasculaires à peu près complète-

ment opposés l'un à l'autre, la phase intermédiaire se trouvant supprimée par suite de cette orientation des demi-faisceaux criblés.

Parmi les exemples que nous n'avons pas signalés dans la

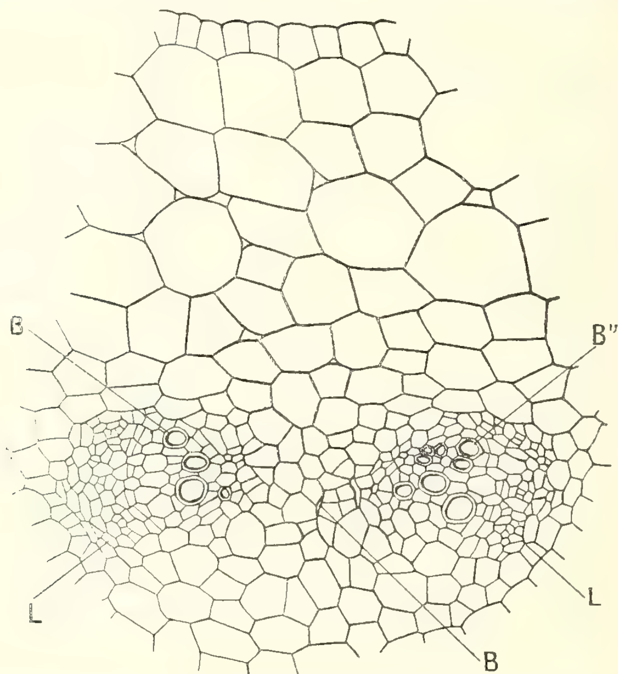


Fig. 52. — *Basella rubra*. — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon complètement développé. — B, vestiges des vaisseaux alternes ; B″, vaisseaux superposés ; L, demi-faisceau criblé.

Note en question nous pouvons citer *Chenopodium urbicum*, *Teloxis aristata*, qui présentent aussi une disposition alterne bien marquée à la base de leurs cotylédons.

C'est dans cette Note que nous avons indiqué spécialement, sous le nom d'*accélération basifuge*, l'accélération que présente le développement des éléments conducteurs, à mesure qu'on s'élève dans la plantule en partant de la radicule.

Mode de formation du faisceau libéro-ligneux chez les Monocotylédones (1). — La onzième Note décrit le mode de formation du faisceau de la tige des Monocotylédones. Prenant, comme exemple, certaines de ces plantes (*Costus*,

(1) *Bull. Soc. Bot. de France*, IV[e] série, t. VII, 1907.

Tapeinochilus) qui ont un hypocotyle bien développé, je constate que l'appareil conducteur est constitué dans la radicule par cinq ou six faisceaux libériens alternes avec autant de faisceaux vasculaires. Chez *Tapeinochilus pungens*, par exemple, ces deux sortes de faisceaux se continuent dans l'hypocotyle et, sur une coupe transversale menée au-dessous du cotylédon, on peut voir, sur une très jeune plantule, ces faisceaux vasculaires (B, fig. 53) représentés chacun par un seul vaisseau en dedans duquel se différencient ensuite un ou deux autres vaisseaux alternes.

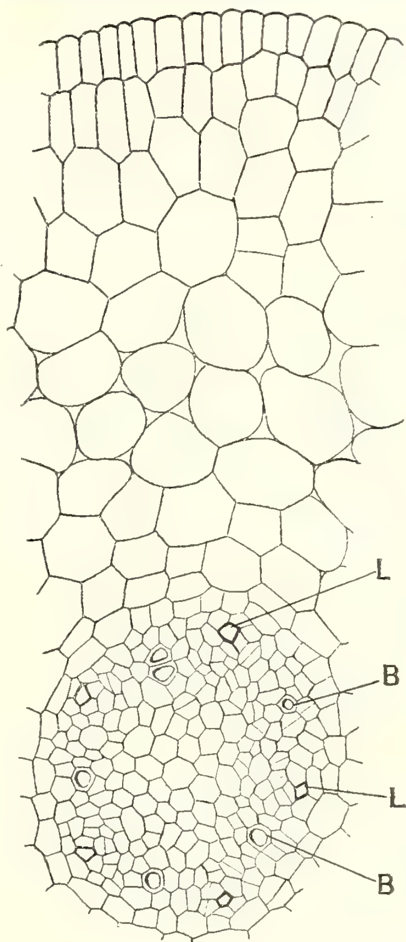


Fig. 53. — *Tapeinochilus pungens*. — Portion de coupe transversale de la partie supérieure de l'hypocotyle très jeune. — L, faisceau criblé formé encore d'un seul tube criblé ; B, faisceau vasculaire alterne (le faisceau situé à la partie supérieure de la figure possède déjà deux vaisseaux alternes).

Mais ces vaisseaux ont une durée très éphémère, en rapport avec l'accélération du développement. Peu après leur différenciation, ils commencent à se résorber (B, fig. 54), puis disparaissent complètement.

Pendant que leur résorption a lieu, de nouveaux vaisseaux (V, fig. 54) se différencient de part et d'autre des précédents, de telle sorte que ces nouveaux vaisseaux sont situés en dedans des faisceaux criblés (L, fig. 54) qui ont déjà acquis leur développement à peu près complet. La disposition superposée se trouve à ce moment réalisée.

Ensuite, la différenciation vasculaire se poursuit assez

rapidement en direction centrifuge. Mais comme tous les

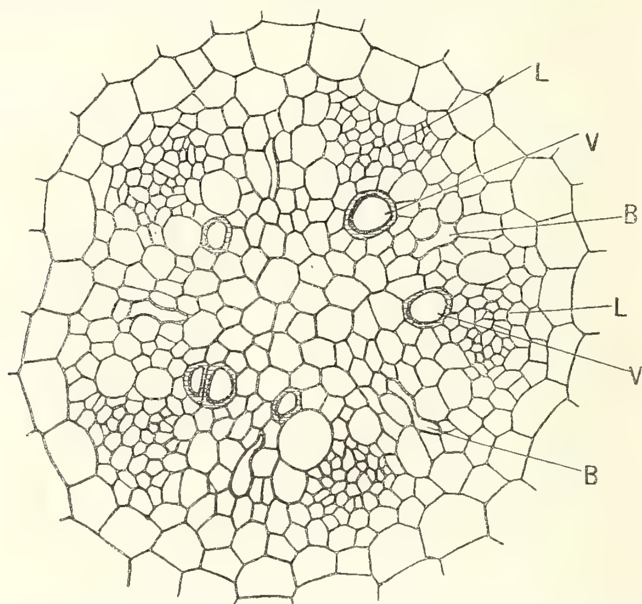


Fig. 54. — *T. pungens*. — État plus âgé que le précédent (fig. 53). — B, vaisseaux alternes en voie de disparition ; V, vaisseaux intermédiaires et superposés ; L, faisceau criblé.

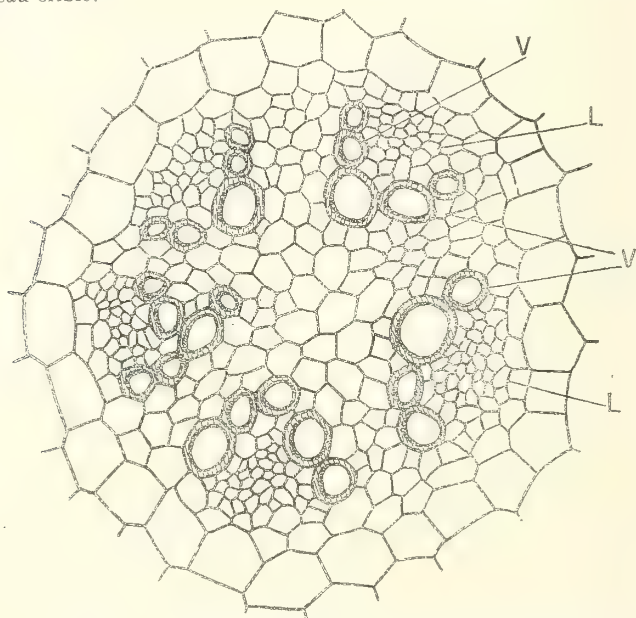


Fig. 55. — *T. pungens*. — État plus âgé encore que le précédent (fig. 54). — V, vaisseaux entourant le faisceau criblé L ; il n'existe plus aucun vestige des vaisseaux primitifs.

éléments superposés aux derniers vaisseaux sont transformés en phloème et qu'il ne se produit guère de formations secondaires, ce sont les éléments situés de part et d'autre des faisceaux criblés qui se tranforment en vaisseaux. Il en résulte que chaque faisceau criblé est entouré par des vaisseaux (V, fig. 55), d'abord vers l'intérieur, l'ensemble des vaisseaux alors différenciés formant un V ou un U; puis ensuite vers l'extérieur, les vaisseaux pouvant arriver à former une bande circulaire plus ou moins complète. Ainsi se trouve réalisée la disposition caractéristique du faisceau de la tige de la plupart des Monocotylédones, ou disposition dite concentrique à liber interne.

Cette disposition concentrique est donc ainsi reliée étroitement à la disposition surperposée et par suite à la disposition alterne.

Sur le passage de la structure alterne a la structure concentrique avec liber externe (1). — La douzième Note a pour objet d'établir un passage entre la disposition alterne tant de fois décrite et la disposition concentrique où les vaisseaux occupent le centre du faisceau. C'est dans le *Psilotum triquetrum* que l'on peut trouver tous les termes de ce passage. En faisant des coupes transversales successives de la tige de cette plante, à partir de sa portion basilaire, on trouve d'abord que les tubes criblés (L, fig. 56), sont disposés suivant un cercle assez régulier, au centre duquel se différencie un premier vaisseau (B, fig. 56), suivi de plusieurs autres (B, fig. 57) qui se groupent autour du premier. Cette disposition concentrique,

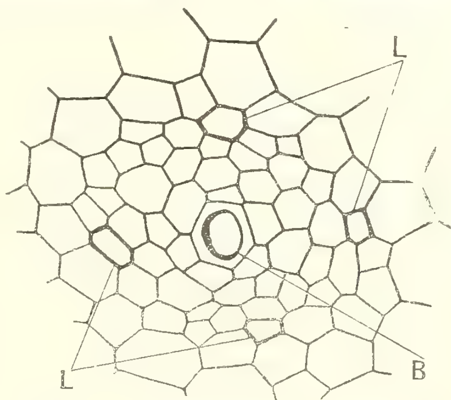


Fig. 56. — *Psilotum triquetrum.* — Portion de coupe transversale de la base de la tige dressée, très jeune. — L, tubes criblés disposés en cercle, au centre duquel se voit le premier vaisseau B.

(1) *Bull. Soc. Bot. de France*, IV[e] série, t. VIII, 1908.

ainsi réalisée, persiste au niveau considéré pendant toute la durée de la tige.

En considérant successivement les diverses coupes faites au-

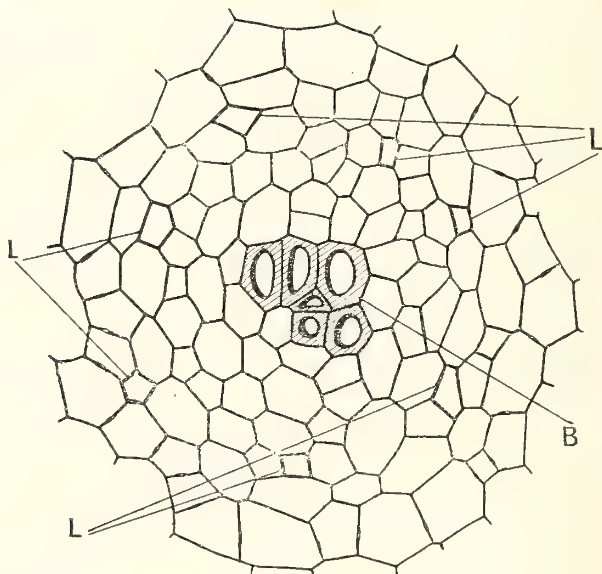


Fig. 57. — *Psilotum triquetrum*. — État plus âgé que le précédent (fig. 56). — L, tubes criblés entourant le faisceau vasculaire B.

dessus de la précédente, on constate que, à une certaine distance de la base, les premiers vaisseaux se montrent au voisinage du centre ; puis, à une hauteur plus grande, leur excentricité est plus accusée et il existe ainsi plusieurs groupes vasculaires dont la différenciation se localise surtout suivant la direction centripète (B, fig. 58). Le nombre des tubes criblés (L. fig. 58) a aussi augmenté et leur répartition se fait suivant une courbe plus irrégulière ; en outre, çà et là, ils se montrent groupés par deux et même par trois.

A mesure qu'on s'élève, la courbe décrite par les tubes criblés (L, fig. 59) circonscrit une plus grande région centrale, et leur répartition paraît moins régulière, ménageant de place en place des espaces assez inégaux. C'est dans ces espaces que se différencient les premiers vaisseaux (B, fig. 59), qui se trouvent maintenant en alternance avec les tubes criblés groupés en faisceaux irréguliers.

Dans le *Psilotum*, l'alternance des deux sortes d'éléments conducteurs se présente, par suite, avec un aspect particulier, causé en partie par cette irrégularité (fig. 60).

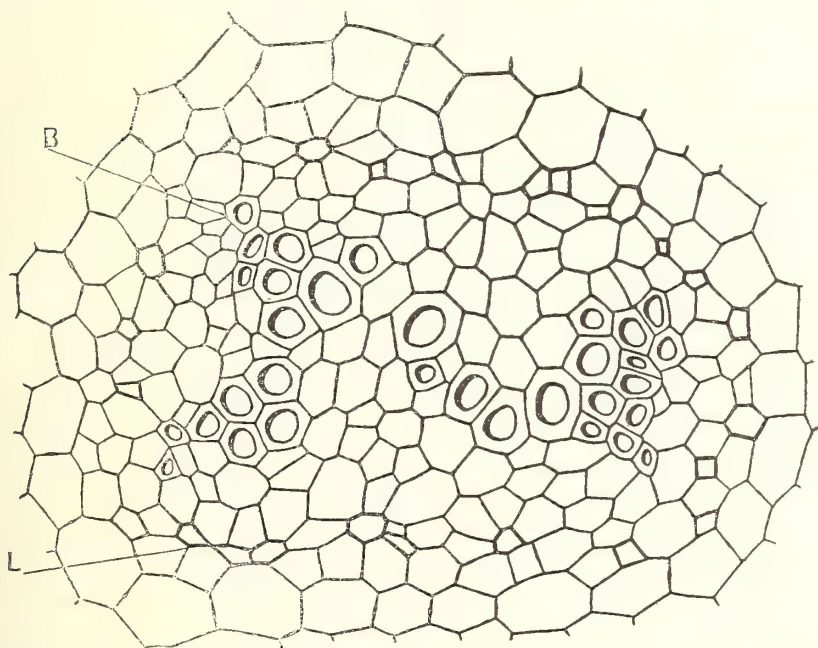


Fig. 58. — *P. triquetrum.* — Portion de coupe transversale de la tige prise à égale distance de la base et de la première bifurcation. État âgé. — B, faisceau vasculaire dont les premiers vaisseaux sont très excentriques; L, tubes criblés entourant encore les groupes vasculaires. Cette disposition est intermédiaire entre la disposition concentrique de la base (fig. 57) et la disposition alterne qui est réalisée au-dessus (fig. 60).

A un certain niveau, il n'y a encore qu'un ou deux tubes criblés en alternance avec les premiers vaisseaux. Au-dessus, le nombre des groupes alternes augmente. Quand on arrive au voisinage de la première bifurcation, l'excentricité des premiers vaisseaux est en général devenue telle que l'alternance se trouve réalisée d'une manière à peu près complète.

Toutefois, si cette alternance est très nette pour la plupart des vaisseaux, il n'est pas rare cependant de voir un tube criblé qui se trouve en dehors d'un faisceau vasculaire, témoignant ainsi d'une persistance de la disposition antérieure.

En résumé, on trouve dans cette tige toutes les transitions entre la disposition dite concentrique et la disposition alterne,

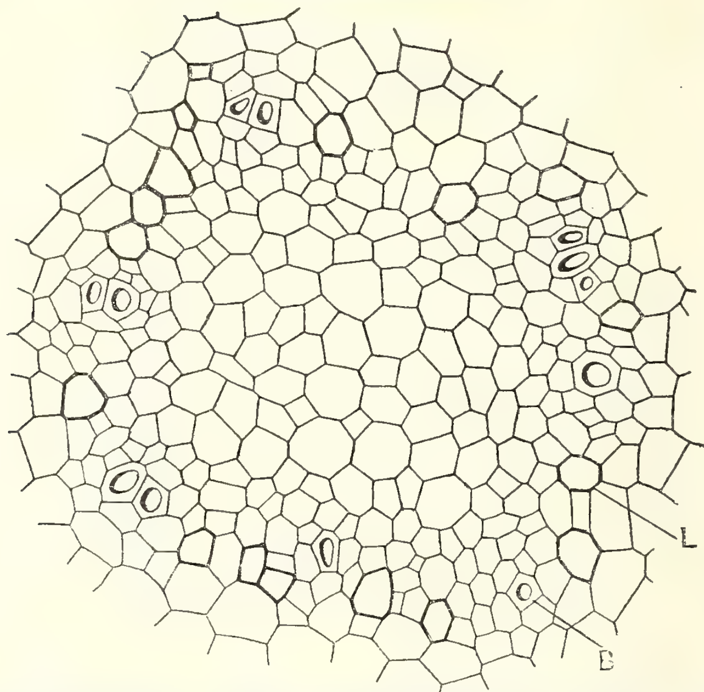


Fig. 59. — *P. triquetrum.* — Portion centrale de coupe transversale faite au-dessous de la première bifurcation de la tige. État jeune. — L, tube criblé; B, vaisseau disposé en alternance plus ou moins régulière avec les tubes criblés.

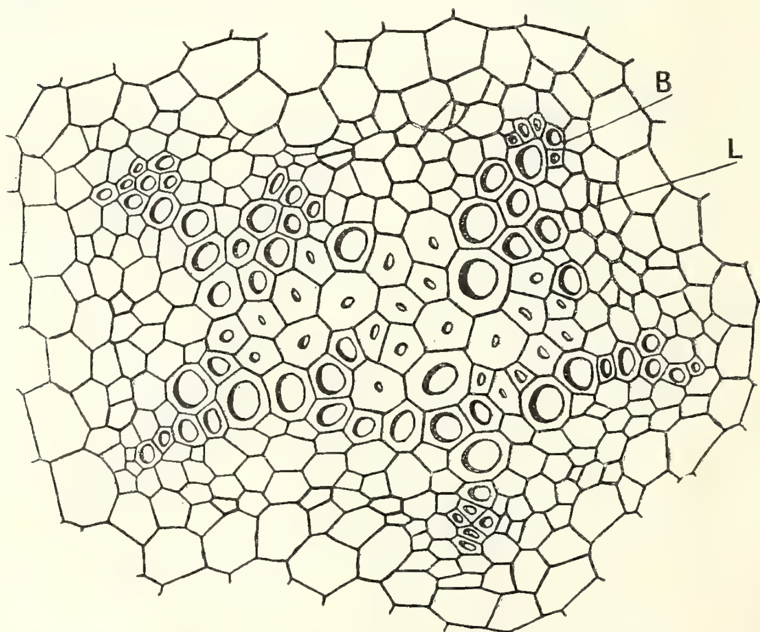


Fig. 60. — *P. triquetrum.* — État plus âgé que le précédent. — B, faisceau vasculaire à différenciation centripète, en alternance avec des groupes criblés disposés en arc. Disposition alterne.

de sorte que les diverses structures des plantes vasculaires peuvent être reliées l'une à l'autre, leur enchaînement présentant une continuité parfaite. Il suffit, en effet, de se rappeler les conclusions énoncées dans les Notes précédentes pour savoir comment les principales dispositions offertes par l'appareil conducteur se montrent réunies l'une à l'autre.

Rôle des éléments conducteurs transitoires dans la variation de structure des différentes parties du végétal (1). — Dans une étude récente sur les tissus transitoires du corps végétatif des plantes vasculaires, nous avons consacré un chapitre au rôle joué par les éléments conducteurs.

Nous reproduisons à peu près textuellement ici la description déjà donnée dans le Mémoire que nous venons de citer.

Dans une plantule de *Mercurialis annua*, la radicule montre, au début, deux faisceaux criblés et deux faisceaux vasculaires alternes. Les vaisseaux de chaque faisceau vasculaire se différencient en file radiale assez régulière, et l'ensemble de ces vaisseaux (x, fig. 61) forme, plus tard, une bande diamétrale complète, les deux faisceaux se trouvant en contact au centre de la radicule.

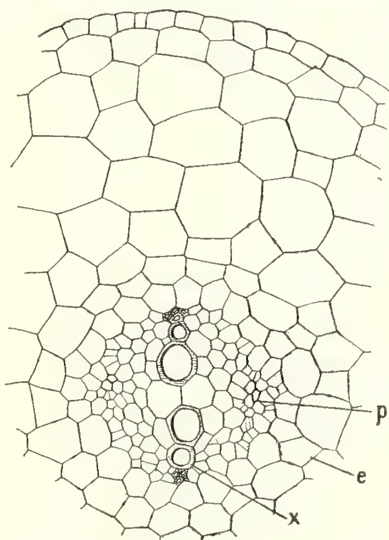


Fig. 61. — *Mercurialis annua*. — Portion de coupe transversale de la radicule. — *x*, faisceau vasculaire alterne ; *p*, faisceau criblé ; *e*, endoderme.

Les deux faisceaux criblés sont formés d'éléments dont la différenciation est peu accusée et dont le nombre demeure longtemps peu élevé (p, fig. 61).

Quand on va de la radicule vers le haut de la plantule, on voit que les deux faisceaux criblés se continuent chacun par deux portions criblées qui se montrent écartées l'une de l'autre, de plus en plus, jusqu'à ce qu'elles occupent les

(1) Recherches sur les tissus transitoires du corps végétatif des plantes vasculaires. *Ann. des Sc. Nat.*, IX[e] série, t. XII, p. 56.

angles du carré que dessine la région centrale dans la partie inférieure de l'hypocotyle. Ces quatre groupes criblés se continuent jusqu'au nœud cotylédonaire en demeurant ainsi séparés l'un de l'autre (p, fig. 62) pendant que la forme de la région centrale s'arrondit peu à peu, puis devient légèrement elliptique.

Chaque faisceau vasculaire de la radicule est continué directement dans l'hypocotyle par un faisceau vasculaire qui se maintient dans le même plan diamétral depuis la radicule jusque dans les cotylédons. Dans l'hypocotyle, les vaisseaux sont parfois disposés en file radiale régulière, comme cela a lieu pour la radicule, mais plus souvent ils sont groupés comme on le voit dans la figure 62 où trois de ces vaisseaux sont déjà différenciés. A mesure qu'on s'éloigne de la base, les vaisseaux de l'hypocotyle paraissent de plus en plus rapprochés du centre, par rapport aux tubes criblés. Toutefois, les vaisseaux demeurent en alternance et leur différenciation se fait en direction centripète.

Dans les cotylédons, à la base de chacun d'eux, on retrouve deux groupes criblés qui continuent ceux de l'hypocotyle. Entre ces groupes criblés (p, fig. 63) se trouve un faisceau vasculaire médian (x, fig. 63) qui est la continuation directe d'un faisceau vasculaire de l'hypocotyle et par suite de la radicule, ainsi que nous l'avons déjà dit. Les vaisseaux se différencient en direction centripète, comme ceux de l'hypocotyle t de la radicule, et comme eux sont des vaisseaux alternes. Il se

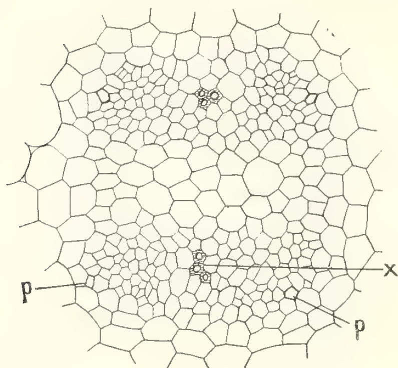


Fig. 62. — *M. annua.* — Portion de coupe transversale du sommet de l'hypocotyle. — *x*, faisceau vasculaire formé de trois vaisseaux alternes ; *p*, demi-faisceau criblé.

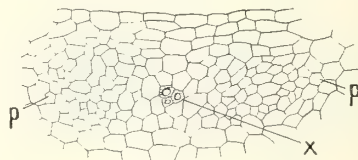


Fig. 63. — *M. annua.* — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon. État très jeune. — *x*, faisceau vasculaire alterne ; *p*, demi-faisceau criblé.

produit ainsi rapidement plusieurs de ces vaisseaux (x, fig. 63) groupés sur la ligne médiane.

Il y a donc continuité complète pour le faisceau vasculaire, depuis la radicule jusqu'au cotylédon, et l'on ne peut parler ni de dédoublement, ni de rotation. Par conséquent, on ne peut pas davantage parler de passage d'une disposition à une autre, puisque la disposition du faisceau vasculaire est jusqu'ici partout alterne.

En ce qui concerne le phloème, les deux groupes criblés de la base de chaque cotylédon continuent les deux groupes criblés de l'hypocotyle situés du côté correspondant à ce cotylédon.

Si l'on suppose l'hypocotyle séparé, suivant sa longueur, en deux moitiés symétriques, par une section longitudinale menée dans le plan diamétral intercotylédonaire, on peut considérer chaque cotylédon comme la continuation directe d'une des moitiés de l'hypocotyle.

La plupart des anatomistes contemporains diraient, au contraire, que l'hypocotyle est la continuation des bases cotylédonaires soudées l'une à l'autre. Pour expliquer la radicule, il leur suffirait de supposer que les deux groupes criblés de chaque côté se sont réunis en un seul. Ils n'auraient, en effet, besoin de recourir ni à la rotation ni au doublement des faisceaux vasculaires, parce que dans chaque cotylédon l'appareil conducteur présente la disposition élémentaire typique d'un phyton idéal.

Le cotylédon ne conserve pas cette disposition typique dans toute sa longueur. C'est seulement sur une petite portion qu'elle se trouve réalisée. Au-dessus, les deux groupes criblés se montrent plus rapprochés l'un de l'autre et de plus en plus à mesure qu'on s'éloigne de la base, de sorte qu'à partir d'un certain niveau, ils sont continués par deux groupes criblés réunis l'un à l'autre, sur la ligne médiane, et ne paraissant former désormais qu'un seul faisceau criblé médian.

Mais le fusionnement de ces deux groupes criblés en un seul n'est pas du tout comparable au fusionnement qui vient d'être supposé pour expliquer la radicule, car les deux parties du faisceau cotylédonaire correspondent chacune à un faisceau différent de la radicule.

Cette modification du phloème dans le cotylédon s'accompagne d'une modification correspondante du xylème. Les premiers vaisseaux qui se différencient à ce niveau du cotylédon se trouvent superposés au phloème et non plus alternes. De plus, leur différenciation se fait en direction centrifuge. En d'autres termes, c'est la disposition superposée qui désormais se trouve réalisée. Ainsi, en s'élevant dans le cotylédon on passe de la disposition alterne, qui existe à sa base, à la disposition superposée, qui se trouve établie à peu de distance de cette base.

Afin de bien comprendre ce changement de disposition, nous allons l'étudier en d'autres points où il présente des phases dont la succession est facile à suivre.

Revenons à l'hypocotyle et, à l'aide de plantules de plus en plus âgées, suivons le développement de l'appareil conducteur. Nous avons dit que chacun des deux faisceaux vasculaires est formé de trois à cinq vaisseaux alternes (x, fig. 64) différenciés en direction centripète. D'autres vaisseaux se différencient ensuite de part et d'autre de ces vaisseaux alternes dont ils peuvent être d'ailleurs séparés par une ou deux cellules de conjonctif. Ce sont ces nouveaux vaisseaux que nous appelons intermédiaires (xi, fig. 64), en raison de leur situation et de leur époque de différenciation.

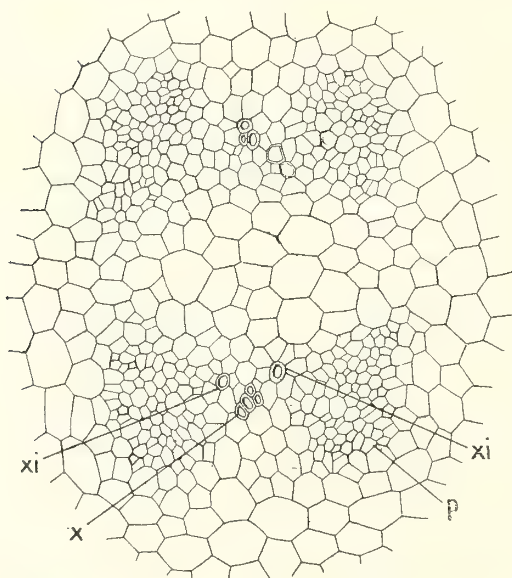


Fig. 64. — *M. annua*. — Portion de coupe transversale du sommet de l'hypocotyle. Deuxième état. — A droite et à gauche d'un groupe vasculaire alterne *x*, un vaisseau intermédiaire *xi* est différencié. A droite de l'autre groupe vasculaire alterne, deux vaisseaux intermédiaires sont bien distincts.

Ces vaisseaux intermédiaires peuvent présenter une certaine

irrégularité, soit dans leur nombre, soit dans leur disposition. Par exemple, l'un des faisceaux aura trois vaisseaux intermédiaires d'un côté, un seul vaisseau de l'autre côté, tandis que l'autre faisceau vasculaire a deux vaisseaux intermédiaires d'un

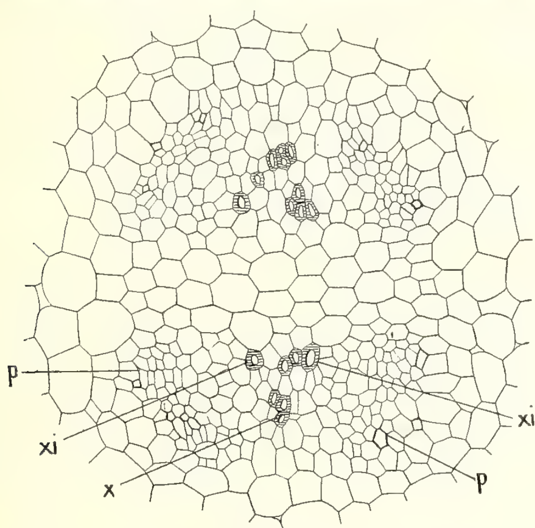


Fig. 65. — *M. annua.* — Portion de coupe transversale du sommet de l'hypocotyle. Troisième état. — Le nombre des vaisseaux intermédiaires *xi* s'est accru.

côté et quatre de l'autre côté (fig. 65). Souvent aussi l'inégalité est moins grande. En tous cas, les vaisseaux intermédiaires sont bien différenciés au sommet de l'hypocotyle, alors qu'ils ne sont pas encore distincts à sa base.

Ensuite se différencient d'autres vaisseaux (xs, fig. 66) qui se trouvent situés en dedans des faisceaux criblés, c'est-à-dire superposés à ces faisceaux, et dont la différenciation se fait en direction centrifuge. Ces vaisseaux superposés sont séparés des derniers tubes criblés par les cellules dans lesquelles se fera le cloisonnement qui va donner naissance aux formations secondaires.

Ce cloisonnement est d'abord peu actif et le nombre des éléments criblés demeure faible, de sorte que les modifications relatives au phloème sont, dans cette plante, peu frappantes. Cela nous permettra de laisser de côté ces modifications, pour suivre seulement les modifications que subit le xylème.

En même temps que se différencient les premiers vaisseaux

superposés xs, on constate une régression des vaisseaux alternes. Les premiers de ces vaisseaux alternes s'atrophient, se déforment (x, fig. 66).

Bientôt, les autres vaisseaux alternes suivant les premiers dans cette régression, tous les vaisseaux alternes se trouvent réduits à un petit îlot informe, facile à apercevoir en raison

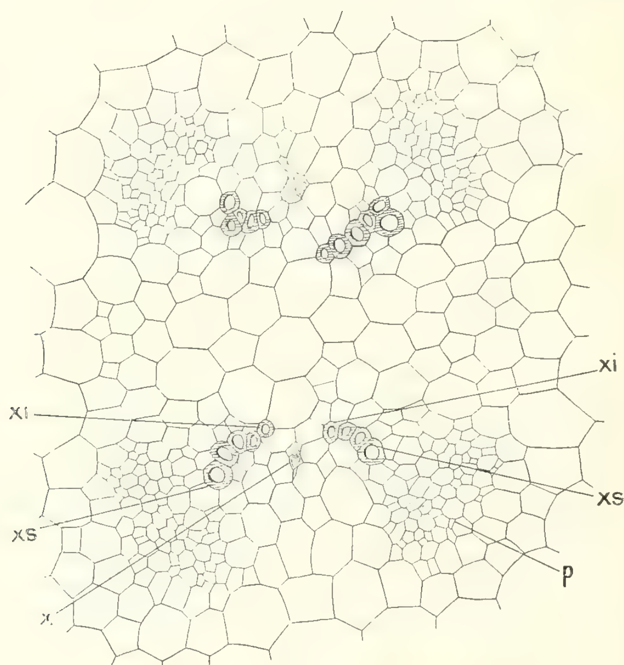


Fig. 66. — *M. annua.* — Portion de coupe transversale du sommet de l'hypocotyle. Quatrième état. — *xs*, vaisseaux superposés ; *x*, vaisseaux alternes en voie de résorption.

de la coloration foncée que prennent encore les membranes aplaties des vaisseaux, mais dont l'organisation n'est plus guère reconnaissable. Peu à peu, leurs membranes elle-mêmes sont digérées. S'il arrive que, longtemps encore, on puisse reconnaître la place de ces vaisseaux alternes (x, fig. 68), grâce à la persistance de fragments de membrane incomplètement digérés, parfois aussi, avant même que les cotylédons soient épanouis, il n'existe plus aucune trace de ces vaisseaux éphémères (fig. 67).

La marche du développement se poursuivant, de nouveaux

vaisseaux superposés se différencient, en direction centrifuge, aux dépens des éléments d'origine secondaire provenant du cloisonnement que nous avons vu apparaître. Pendant que le

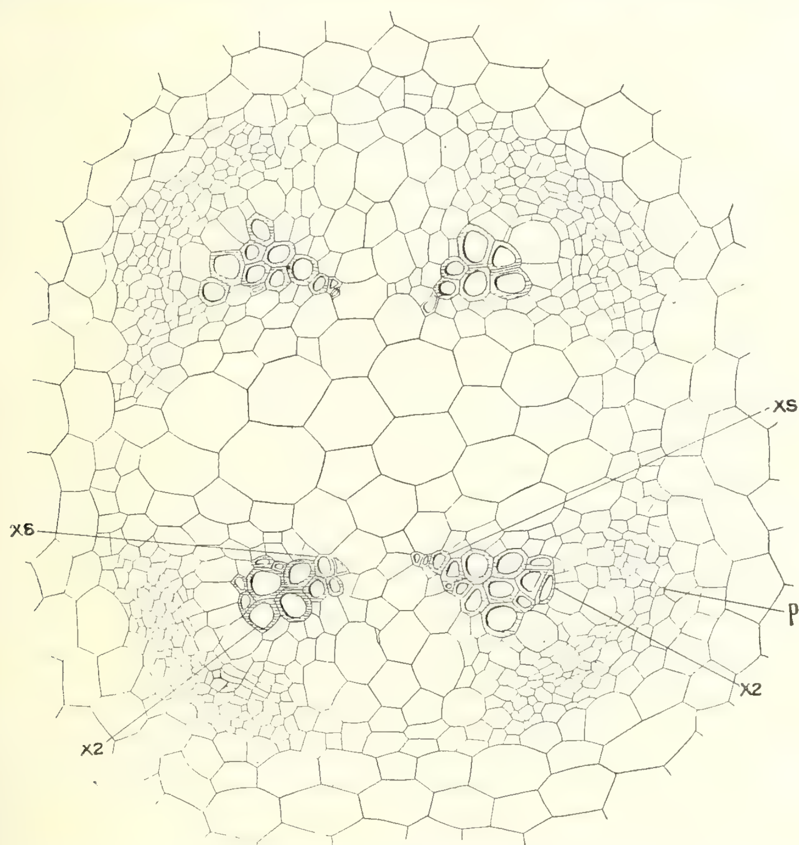


Fig. 67. — *M. annua.* — Portion de coupe transversale du sommet de l'hypocotyle. Cinquième état. — Les vaisseaux superposés d'origine secondaire x_2 se montrent. — Les vaisseaux alternes ont disparu complètement ainsi que la plupart des vaisseaux intermédiaires.

nombre des vaisseaux ainsi produits s'accroît de façon continue, les vaisseaux intermédiaires sont résorbés à leur tour et disparaissent de la même façon qu'ont disparu les vaisseaux alternes.

On peut voir, pendant un certain temps, une bande d'épaississement irrégulière (xi, fig. 68) dirigée tangentiellement, qui est la seule trace laissée par les vaisseaux intermédiaires.

Cette bande, formée par l'accumulation des restes de leurs

membranes, est encore visible dans la portion supérieure de l'hypocotyle d'une plantule qui commence à développer ses premières feuilles. A cet âge même, on peut encore apercevoir

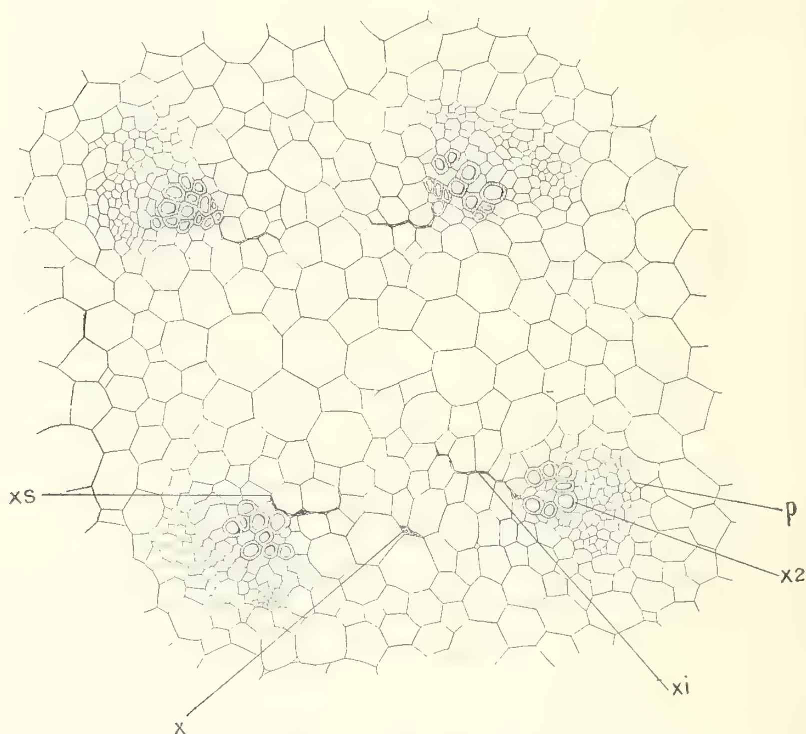


Fig. 68. — *M. annua.* — Portion de la coupe transversale du sommet de l'hypocotyle d'une plantule qui montre ses premières feuilles. On aperçoit encore la trace des vaisseaux alternes *x*, des vaisseaux intermédiaires *xi* et des premiers vaisseaux superposés *xs*.

des vestiges des vaisseaux alternes qui n'ont pas été complètement résorbés (x, fig. 68).

Par conséquent, si le phloème de la Mercuriale ne paraît pas fournir beaucoup d'éléments transitoires et si leur disparition n'est pas facile à constater par la formation de bandes d'épaississement, comme nous en avons signalé ailleurs, le xylème, par contre, présente des éléments transitoires dont la disparition est aisée à suivre.

Après la résorption des vaisseaux intermédiaires, il se produit de même une résorption des vaisseaux superposés qui leur font suite. On le constate par l'examen attentif des coupes

transversales qui montrent (xs, fig. 68), en dedans des vaisseaux superposés, demeurés intacts, des vaisseaux plus anciens à divers états de régression.

A ce stade (fig. 67), il ne reste donc plus que des vaisseaux superposés, et la disposition qui se trouve désormais réalisée est la disposition regardée comme caractéristique de la tige.

Ainsi, la disposition alterne, qui existait au début dans l'hypocotyle, a disparu, et la disposition intermédiaire lui a fait suite. Puis la disposition intermédiaire a disparu à son tour, et la disposition superposée, qui l'a suivie, se trouve maintenant subsister seule au sommet de l'hypocotyle.

Si, de ce sommet, on descend vers la base de l'hypocotyle, on assiste à des changements successifs que l'on exprime d'ordinaire en disant que l'on passe de la tige à la racine et qu'on explique par la double hypothèse de la rotation et du fusionnement des faisceaux vasculaires.

Nous répétons, depuis longtemps, que cette double hypothèse est contredite par les faits, ainsi que va le montrer à nouveau la marche du développement que nous allons suivre, à la base même de l'hypocotyle.

Cette marche doit être poursuivie sur des plantules plus âgées que les précédentes, parce que, à la base de l'hypocotyle, cette marche est beaucoup plus lente qu'au sommet.

Nous constatons que la disposition alterne (fig. 69), seule au début, se complique par la différenciation de vaisseaux intermédiaires (xi, fig. 70), puis superposés (xs, fig. 71). En même temps, les vaisseaux alternes, entrant en voie de régression (x, fig. 70), s'atrophient (x, fig. 71) puis disparaissent (fig. 72). De sorte que la disposition alterne fait place à la disposition intermédiaire. Enfin, plus tard, lentement, la disposition intermédiaire disparaît, et c'est la disposition superposée qui seule subsiste.

Ainsi, à la base de l'hypocotyle, comme à son sommet, on passe successivement, avec l'âge, de la disposition alterne à la disposition superposée, et ce passage résulte de la disparition progressive des vaisseaux alternes et des vaisseaux intermédiaires. A aucun moment, on ne voit la rotation et le dédoublement de ces vaisseaux.

Quand on descend du sommet de l'hypocotyle vers sa base,

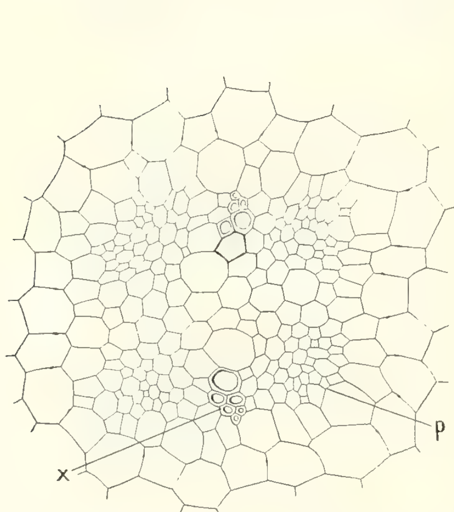


Fig. 69. — *M. annua.* — Portion de coupe transversale de la base de l'hypocotyle. État jeune. — *x*, faisceau vasculaire alterne ; *p*, demi-faisceau criblé qui continue la moitié du faisceau criblé de la radicule.

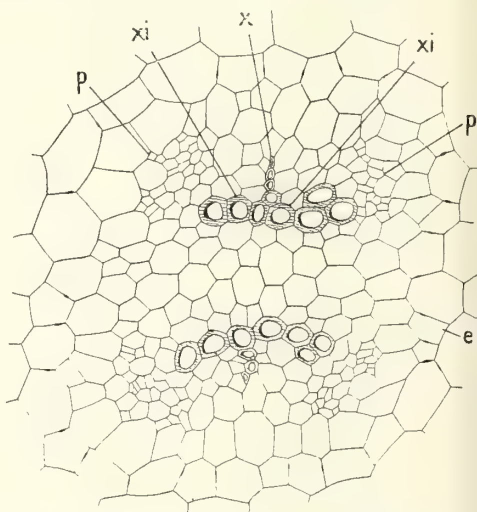


Fig. 70. — *M. annua.* — Portion de coupe transversale de la base de l'hypocotyle. Deuxième état. — De part et d'autre des vaisseaux alternes *x*, des vaisseaux intermédiaires *xi* sont différenciés.

si l'on observe un changement dans la disposition vasculaire,

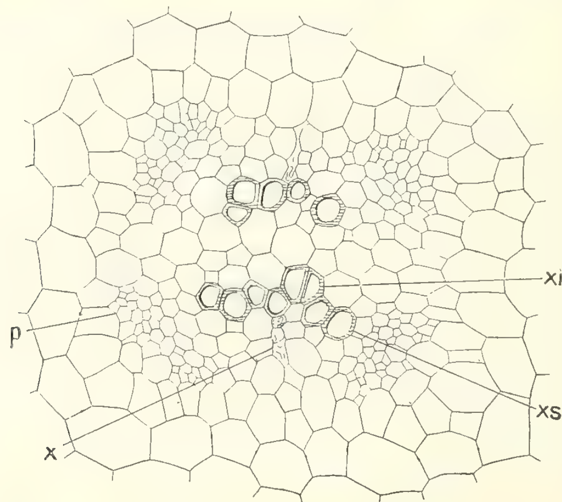


Fig. 71. — *M. annua.* — Portion de coupe transversale de la base de l'hypocotyle montrant la résorption des vaisseaux alternes plus accusée que précédemment (fig. 70).

cela tient à ce que la marche du développement de ces vais-

seaux n'est pas synchrone. Plusieurs phases de ce développement sont déjà accomplies au sommet, alors que seule la première phase est encore réalisée à la base.

Nous pourrons maintenant

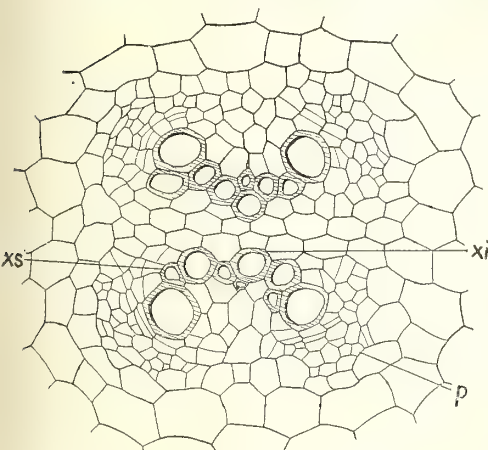
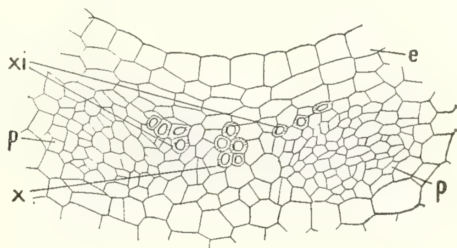


Fig. 72. — *M. annua.* — Portion de coupe transversale de la base de l'hypocotyle. État plus âgé que les précédents. Les vaisseaux alternes ont disparu.



Fig, 73. — *M. annua.* — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon. État plus âgé que celui représenté (fig. 63). — Les vaisseaux intermédiaires *xi* sont différenciés de part et d'autre du groupe vasculaire alterne *x* ; *e*, épiderme de la face supérieure.

mieux comprendre la marche du développement dans le cotylédon auquel nous allons revenir. Nous l'avions laissé au moment où le faisceau vasculaire présente trois vaisseaux

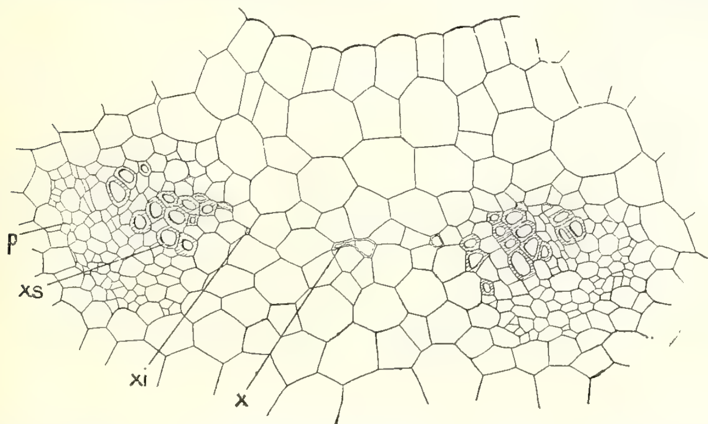


Fig. 74. *M. annua.* — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon, complètement développé. — *x*, vestiges des vaisseaux alternes ; *xi*, vestiges des vaisseaux intermédiaires.

alternes (x, fig. 63). Des vaisseaux intermédiaires (xi, fig. 73) se différencient de part et d'autre des précédents.

Puis les vaisseaux superposés (xs, fig. 74) se différencient plus tard, en direction centrifuge.

Pendant que cette différenciation se produit, les premiers vaisseaux alternes subissent une régression. Ensuite la régression frappe tous les vaisseaux alternes. Les vaisseaux intermédiaires du cotylédon sont à leur tour résorbés de la même manière. Enfin, les vaisseaux superposés les plus anciens sont résorbés à leur suite. Il ne reste plus, à la base du cotylédon, que deux groupes criblés en dedans desquels se trouvent des vaisseaux superposés. Ces vaisseaux sont maintenant séparés en deux groupes qui paraissent indépendants l'un de l'autre, constituant avec les éléments criblés deux faisceaux cribro-vasculaires ayant le même aspect que les faisceaux ordinaires de la feuille.

Par les progrès du développement, on est donc passé de la disposition alterne à la disposition superposée. C'est-à-dire que, sans déplacement, dans le cotylédon comme dans l'hypocotyle, le même passage s'effectue de la même manière et correspond, non point à la rotation et au dédoublement des faisceaux vasculaires, mais à la succession des phases différentes du développement qui se produisent toujours dans le même ordre.

Ces phases se succèdent toujours dans le même ordre, mais elles ne présentent pas à tous les niveaux la même durée et c'est cela qui produit l'apparence trompeuse.

Ainsi la première phase, celle qui correspond à la différenciation des vaisseaux alternes, est très longue dans la radicule. Elle est moins longue dans l'hypocotyle, surtout vers son sommet où elle est assez courte. Enfin, dans le cotylédon, elle est plus courte encore et elle ne subsiste que sur une faible longueur de sa base, au-dessus de laquelle elle est complètement supprimée.

La seconde phase, celle qui correspond à la différenciation des vaisseaux intermédiaires, a une durée notable à la base de l'hypocotyle; elle a une durée moindre au sommet de cet hypocotyle et moindre encore dans le cotylédon, où elle ne subsiste qu'à sa base.

Inversement, plus les premières phases du développement

sont courtes, plus l'apparition de la troisième phase est rapide. Ainsi, cette troisième phase est tardive dans la radicule ; elle est un peu moins tardive à la base de l'hypocotyle ; au sommet de l'hypocotyle elle est plus hâtive ; dans le cotylédon elle est si hâtive qu'à une faible distance de sa base elle apparaît d'emblée, les phases précédentes étant supprimées.

Il y a donc une accélération très grande du développement des éléments conducteurs au sommet de la plantule, et c'est parce que cette accélération est d'autant plus grande qu'on est plus éloigné de la base que nous lui avons donné le nom d'*accélération basifuge*.

Nous allons maintenant essayer d'expliquer le passage que nous avons observé, en allant de la base au sommet du cotylédon, à l'état très jeune.

Tandis que dans l'hypocotyle, ainsi que dans la base du cotylédon, le passage à la disposition superposée est réalisé par la résorption des vaisseaux alternes et intermédiaires, il semble réalisé ici d'une manière fort différente. En réalité, si nous n'observons pas ici une résorption des vaisseaux, c'est parce que ces vaisseaux sont supprimés virtuellement, les phases qui correspondent à leur formation se trouvant supprimées par suite de l'accélération.

Nous venons d'établir, d'après l'observation directe, que les premières phases du développement vasculaire sont de plus en plus brèves, à mesure qu'on se rapproche du sommet de la plantule, et qu'à un certain niveau, c'est la troisième phase ou phase superposée qui apparaît la première ; c'est-à-dire que les vaisseaux superposés se montrent en premier lieu, sans être précédés des vaisseaux alternes et intermédiaires qui ne sont plus représentés.

Or, c'est précisément ce niveau qui est atteint, quand se produit le changement de disposition dans le cotylédon. Peu à peu, les vaisseaux primitifs ont disparu. Ce sont les vaisseaux alternes qui ont été supprimés d'abord, puis les vaisseaux intermédiaires.

Dès lors, les deux groupes de phloème se montrent réunis sur la ligne médiane, par suite de l'apparition de tubes criblés nouveaux, et les premiers vaisseaux qui se différencient sont les vaisseaux superposés.

A partir de ce moment du développement, les formations nouvelles (tige, feuille) qui apparaissent dans la plantule ne présentent plus que la disposition superposée, les éléments alternes et intermédiaires se trouvant désormais supprimés, comme sont supprimées les premières phases elles-mêmes qui leur correspondent.

La démonstration que nous venons de faire sur *Mercurialis annua* peut être faite sur un grand nombre d'autres plantes, prises soit parmi les Monocotylédones, soit parmi les Gymnospermes. Partout on s'assure que le passage de la disposition caractéristique de la racine à la disposition dite caractéristique de la tige ou de la feuille est produit par la disparition d'éléments conducteurs dont l'existence est plus ou moins éphémère.

Telle est la conclusion générale par laquelle se termine cette Étude qui avait surtout pour objet de montrer le rôle que les éléments conducteurs transitoires jouent dans les changements de position que l'on attribue à l'appareil conducteur.

Les principaux types de structure des plantes vasculaires considérés comme les états successifs d'un type unique en voie d'évolution (1). — Communiquée en mai 1910, à Bruxelles, au Congrès international de Botanique, cette dernière Note énumère les types de structure les plus répandus parmi les plantes vasculaires et démontre que les dispositions de l'appareil conducteur qui caractérisent ces différents modes de structure ne sont que les états successifs d'un seul et même type structural en voie d'évolution.

Afin de réaliser cette démonstration elle décrit la marche du développement chez les Cryptogames d'abord, où l'on observe les premières phases, puis chez les Phanérogames, où se montrent les phases suivantes.

Cette description permet de signaler l'accélération que présente la tige des Phanérogames actuelles, par rapport à la tige de certaines plantes fossiles très anciennes.

Si l'on ne retrouve plus, dans la tige des Phanérogames actuelles, les premières phases du développement, c'est qu'elles sont supprimées du fait de cette accélération, tandis qu'elles

(1) *Actes du Congrès international de Botanique*, Bruxelles, 1910.

ont subsisté dans la racine qui a conservé les caractères du type ancestral.

Mais qu'il s'agisse de la tige ou de la racine, les mêmes dispositions correspondent aux mêmes phases, tandis que les dispositions différentes correspondent à des phases différentes. En particulier, la disposition superposée, qui subsiste dans la tige et dans la feuille des Phanérogames, ne correspond qu'à une seule des phases du développement de la racine, et cette phase est la dernière qui ait été jusqu'ici parcourue par l'appareil conducteur, au cours de son évolution dans la racine.

Les résultats établis par les Notes que nous venons de rappeler ne semblent avoir suscité, jusqu'à présent, aucune controverse. En tout cas, j'ai eu la satisfaction de voir certains des Auteurs mis en cause adopter mon interprétation, après avoir reconnu, sur leurs propres coupes, les vestiges des vaisseaux transitoires que je leur avais signalés.

Je dois ajouter que cette interprétation a été adoptée aussi par G. Brandza, dans son mémoire sur la germination des Hypéricacées et des Guttifères (1). Dans la partie de sa Thèse consacrée au développement de l'appareil conducteur, Brandza confirme la succession des différentes dispositions vasculaires que présente la plantule.

Nous allons coordonner maintenant les résultats acquis et présenter, dans son ensemble, l'évolution du système conducteur.

EXPOSÉ GÉNÉRAL DE L'ÉVOLUTION DE L'APPAREIL CONDUCTEUR

Principales dispositions de l'appareil conducteur.

Chez les plantes vasculaires, l'arrangement des deux sortes d'éléments conducteurs présente une diversité si grande, que

(1) G. Brandza, Recherches anatomiques sur la germination des Héripéricacées et des Guttifères. *Ann. des Sc. Nat.*, IXe série, t. VIII, p. 238, 1909.

nous n'essaierons pas d'en énumérer toutes les modalités. Ainsi, dans le seul genre *Lycopodium*, on a distingué plusieurs types de structure dans lesquels la disposition des tubes criblés et des vaisseaux se montre, en effet, assez différente. Mais ces dispositions ne sont souvent réalisées que dans un petit groupe de plantes, de sorte que les types qu'elles constituent n'ont qu'une importance fort limitée. Quelquefois même cette importance se réduit à une valeur simplement spécifique.

Nous laisserons à part ces types particuliers, afin de n'envisager ici que les dispositions principales du type général dont l'évolution s'est poursuivie dans le groupe tout entier des Phanérogames.

Les dispositions principales de ce type général, ou si l'on veut encore, les principaux types de structure attribués aux plantes vasculaires se trouvent complètement définis par la position relative des deux sortes d'éléments conducteurs.

Dans la plupart des cas, il suffit même, pour définir ces diverses dispositions, d'indiquer seulement la situation des vaisseaux par rapport aux tubes criblés ; ce qui nous permettra de caractériser chacune de ces dispositions plus brièvement encore.

1° L'arrangement le plus primitif que présentent les éléments conducteurs, dans les plantes vasculaires, est celui où les tubes criblés (p, fig. 75) sont répartis en un cercle, au centre duquel

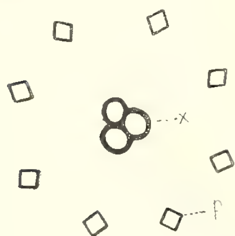


Fig. 75. — Disposition centrique. — *x*, vaisseaux ; *p*, tubes criblés.

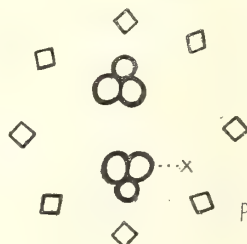


Fig. 76. — Disposition excentrique. — *x*, vaisseaux ; *p*, tubes criblés.

se trouvent les premiers vaisseaux (x, fig. 75). Cet arrangement se trouvera défini en disant *Disposition centrique*.

2° Dans l'arrangement qui suit, les vaisseaux (x, fig. 76) sont encore entourés par les tubes criblés (p, fig. 76), mais les premiers

vaisseaux n'occupent plus une position centrale par rapport aux tubes criblés. Ce sera pour nous la *Disposition excentrique.*

3° Ensuite, les vaisseaux (x, fig. 77) se montrent en alter-

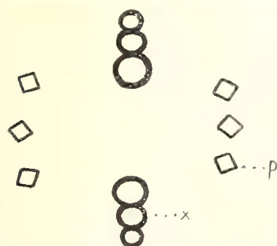


Fig. 77. — Disposition alterne. — x, vaisseaux ; p, tubes criblés.

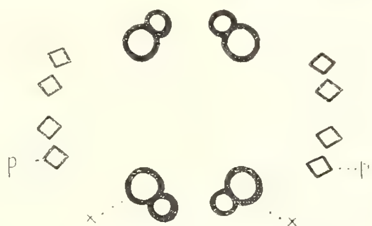


Fig. 78. — Disposition intermédiaire. — x, vaisseaux ; p, tubes criblés.

nance avec les tubes criblés (p, fig. 77). C'est la *Disposition alterne.*

4° Après, les vaisseaux (x, fig. 78) comme les tubes criblés (p, fig. 78) sont situés entre l'alternance et la superposition. Nous dirons que c'est la *Disposition intermédiaire.*

5° Puis, les vaisseaux (x, fig. 79) et les tubes criblés (p, fig. 79) se montrent en superposition. C'est la *Disposition superposée.*

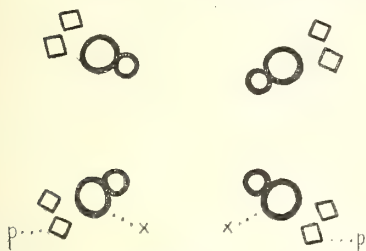


Fig. 79. — Disposition superposée. — x, vaisseaux ; p, tubes criblés.

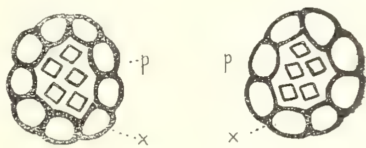


Fig. 80. — Disposition périphérique. — x, vaisseaux ; p, tubes criblés.

6° Enfin, les vaisseaux (x, fig. 80) entourent plus ou moins complètement les tubes criblés (p, fig. 80). Ce sera la *Disposition périphérique.*

Remarque. — Si l'on veut indiquer à la fois la position relative des tubes criblés, par rapport aux vaisseaux, et la position relative des vaisseaux, par rapport aux tubes criblés, on pourra exprimer cette double situation relative et caractériser, par suite, complètement chaque disposition principale, en employant un mot composé, dans lequel la première partie s'appliquera aux tubes criblés et la seconde partie aux vaisseaux.

Ainsi, la première disposition sera dite *péri-centrique,* la

première partie *péri* s'appliquant aux tubes criblés qui sont situés *autour* des vaisseaux ; la seconde partie *centrique* s'appliquant aux vaisseaux qui sont situés *au centre* des tubes criblés.

De même, la deuxième disposition sera la *disposition péri-excentrique*, la première partie *péri* indiquant que les tubes criblés sont encore situés *autour* des vaisseaux, la seconde partie *excentrique* signifiant que les premiers vaisseaux ne sont pas au centre de la courbe décrite par les tubes criblés.

Dans la troisième disposition ou *disposition alterne*, le même mot *alterne* s'applique en même temps aux tubes criblés qui sont *en alternance* avec les vaisseaux et aux vaisseaux qui sont *en alternance* avec les tubes criblés.

De même, dans la *disposition intermédiaire*, le même mot indique à la fois la double situation relative des tubes criblés et des vaisseaux.

Il en est encore ainsi pour la *disposition superposée* ou le même mot *superposée* indique la situation relative des uns par rapport aux autres.

Enfin, pour la disposition finale, nous dirons *disposition intra-périphérique*, la première partie *intra* s'appliquant aux tubes criblés situés *en dedans* des vaisseaux ; la seconde partie *périphérique* s'appliquant aux vaisseaux qui sont *autour* des tubes criblés.

Ces principales dispositions correspondent a autant de phases principales de l'évolution. — Ces dispositions principales ne peuvent pas être considérées comme autant de types différents de structure. Elles correspondent à des phases différentes du développement qui doivent être regardées elles-mêmes comme les étapes successives parcourues par l'appareil conducteur, dans sa marche évolutive. Ces étapes sont d'ailleurs étroitement reliées l'une à l'autre, ainsi que nous l'avons établi dans les Notes précédentes, l'évolution s'étant réalisée avec une continuité parfaite.

Par conséquent, chaque disposition principale ne représente pas l'état primaire d'un type différent de structure, comme on l'admettait jusqu'ici.

Il n'y a pour l'appareil conducteur des plantes vasculaires qu'un seul type général de structure. Sous l'influence de causes

multiples, ce type a subi, dans son évolution, un certain nombre de modifications. Ce sont les principales de ses modifications qui caractérisent pour nous les étapes ou les phases sucessives de cette évolution.

Partage de l'évolution en deux cycles. — Parmi les dispositions que nous avons énumérées, la troisième ou disposition alterne offre à nos yeux une importance spéciale. Elle a coïncidé selon nous avec la première apparition de la racine. En tout cas, elle se montre liée étroitement à l'existence de la racine. Est-ce en raison d'une fixité spéciale que la racine a conservé ce caractère primitif, ou est-ce parce que la disposition alterne est une nécessité inéluctable de son fonctionnement initial ? Ce qui est certain, c'est que, depuis les plantes les plus anciennes jusqu'aux plus récentes, la disposition alterne caractérise la phase initiale du développement de toutes les racines.

D'autre part, cette disposition alterne correspond à la phase finale de l'évolution de l'appareil conducteur, chez un grand nombre de Cryptogames, tandis que, chez les Phanérogames, elle correspond au contraire à sa phase initiale.

En conséquence, nous estimons qu'il y a lieu de partager l'évolution du système conducteur en deux cycles : un premier cycle, qui est réalisé seulement chez les Cryptogames ; et un second cycle, qui est seul réalisé chez les Phanérogames.

Le *premier cycle* comprend les dispositions centrique, excentrique et alterne.

Le *second cycle* a pour point de départ la disposition alterne et comprend en outre les dispositions intermédaire, superposée et périphérique.

Premier cycle. — Durant ses premières phases, la marche de la différenciation des éléments conducteurs est telle que les dispositions différentes ne coexistent pas au même niveau. On ne peut donc pas constater leur succession avec la même évidence que pendant le second cycle où les différentes dispositions apparaissent successivement, sur les mêmes coupes transversales. Par conséquent, pour suivre la marche de l'évolution durant ce premier cycle, nous examinerons des coupes faites à des niveaux successifs, à partir de la base de la plantule.

D'abord se différencient les tubes criblés (p, fig. 81) qui se montrent plus ou moins écartés l'un de l'autre, suivant un cercle d'ordinaire assez régulier. Ensuite, les vaisseaux (xc, fig. 81) se différencient au centre de ce cercle. La disposition centrique se trouve ainsi réalisée et l'on peut distinguer

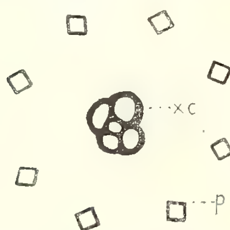


Fig. 81. — Disposition centrique. — *p*, tubes criblés : *xc*, vaisseaux centriques.

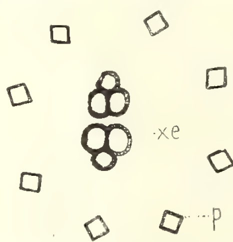


Fig. 82. — Disposition excentrique peu accusée. — *p*, tubes criblés ; *xe*, vaisseaux excentriques.

la phase qui correspond à sa formation sous le nom de première phase ou *Phase centrique*.

Au-dessus du niveau observé précédemment, les premiers vaisseaux (xe, fig. 82) se montrent non plus au centre de la courbe criblée, mais au voisinage seulement de ce centre quand il existe, ce qui marque le début d'une autre phase de l'évolution qui pourra être distinguée de la première sous le nom de *Phase excentrique*. Les premiers vaisseaux se montrent éloignés du centre de plus en plus, à mesure qu'on considère un niveau plus élevé (xe, fig. 83), de sorte qu'on passe graduellement à la disposition excentrique la mieux caractérisée.

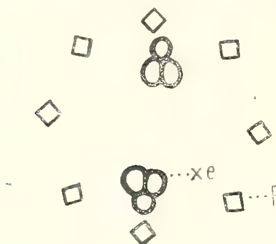


Fig. 83. — Disposition excentrique très accusée. — *p*, tubes criblés ; *xe*, vaisseaux excentriques.

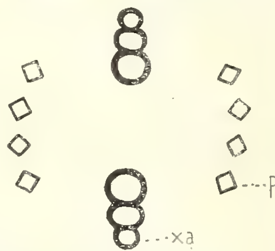


Fig. 84. — Disposition alterne. — *p*, tubes criblés ; *xa*, vaisseaux alternes.

Ensuite, l'excentricité des premiers vaisseaux s'exagère progressivement et devient telle que les premiers tubes criblés ont cessé de se différencier en dehors des vaisseaux. On arrive

ainsi sans changement brusque à la disposition alterne (fig. 84) qui correspond elle-même à une troisième phase de l'évolution qui sera désignée sous le nom de *Phase alterne*.

On passe donc graduellement d'une phase à l'autre, de même qu'on trouve toutes les transitions possibles entre la disposition centrique et la disposition alterne, l'évolution s'effectuant de façon continue.

Second cycle. — Pendant le second cycle, l'évolution de l'appareil conducteur se poursuit et sa marche suit un ordre si parfaitement établi, que nous ne connaissons pas d'exemple ou cet ordre de succession soit renversé.

Nous pouvons définir ce cycle schématiquement de la façon suivante (1). Soient deux groupes criblés (pa, fig. 85) en cours de différenciation. Entre ces deux groupes, on voit se différencier un premier vaisseau (1, fig. 85), puis ensuite un second vaisseau (2, fig. 85) en dedans du premier, suivi d'un troisième (3, fig. 85) en dedans du précédent. Ces trois vaisseaux (2) constituent un groupe vasculaire (xa, fig. 85) en alternance avec les groupes criblés. La formation des uns et des autres correspond à la première phase du second cycle, phase qui peut être caractérisée par la disposition alterne, aussi la distinguerons-nous sous le nom de *Phase alterne*.

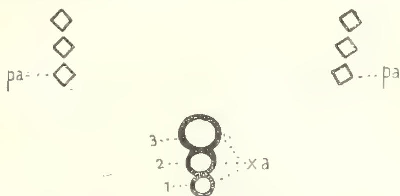


Fig. 85. — Disposition alterne. — *pa*, tubes criblés alternes; *xa*, vaisseaux alternes formés successivement (1, 2, 3). — La différenciation de ces éléments conducteurs correspond à la première phase du second cycle ou phase alterne.

Ensuite, de part et d'autre du dernier vaisseau alterne apparaît un quatrième vaisseau (4, fig. 86), puis un cinquième (5, fig. 86), à la suite du précédent, et en même temps aussi de part et d'autre. Ces derniers vaisseaux ont la disposition que nous avons appelée intermédiaire. Pendant que ces vaisseaux intermédiaires (xi, fig. 86) se montrent, de nouveaux tubes

(1) Nous laissons à part quelques cas particuliers, résultant soit de modifications dues probablement au milieu aquatique (*Hydrocharis*), soit de régressions plus ou moins profondes.

(2) Nous avons choisi arbitrairement un nombre d'éléments conducteurs peu élevé, afin de simplifier la description.

criblés (pi, fig. 86) se différencient entre les premiers tubes criblés et les derniers vaisseaux, occupant ainsi une situation intermédiaire. La différenciation de ces nouveaux tubes criblés pi et de ces nouveaux vaisseaux (xi, fig. 86) correspond à une seconde phase du développement qui peut être caractérisée par la disposition intermédiaire et que nous distinguerons sous le nom de *Phase intermédiaire*.

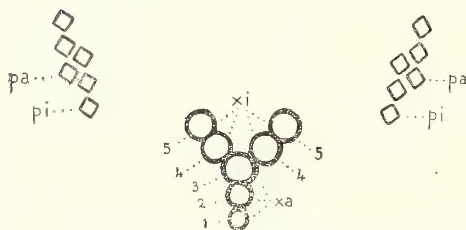


Fig. 86. — Disposition alterne (*pa, xa*) et disposition intermédiaire (*pi, xi*). — *pi*, tubes criblés intermédiaires ; *xi*, vaisseaux intermédiaires formés successivement (4, 5). — La différenciation de ces seconds éléments conducteurs correspond à la seconde phase ou phase intermédiaire.

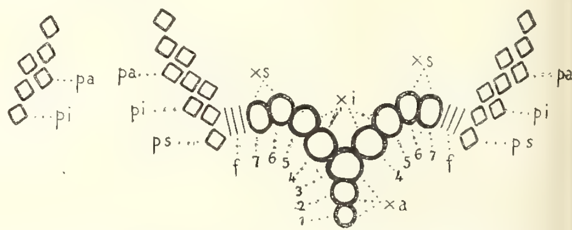


Fig. 87. — Disposition alterne (*pa, xa*). — Disposition intermédiaire (*pi, xi*). — Disposition superposée (*ps, xs*). — *ps*, tubes criblés superposés ; *xs*, vaisseaux superposés formés successivement (6, 7) ; *f*, formations secondaires. — La différenciation de ces éléments nouveaux correspond à la troisième phase ou phase superposée.

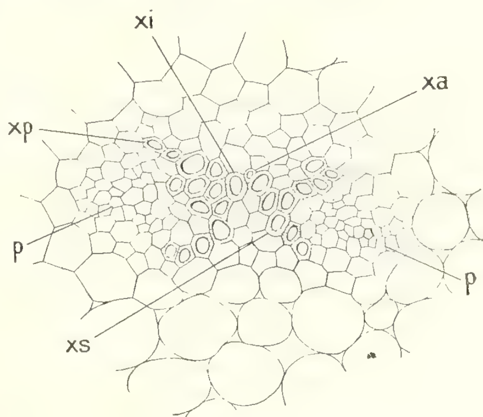
La marche de la différenciation se poursuivant, de nouveaux tubes criblés (ps, fig. 87) se différencient en dedans des tubes criblés intermédiaires, en même temps que de nouveaux vaisseaux (xa, fig. 87) se différencient en dehors des vaisseaux intermédiaires. Ces nouveaux vaisseaux (xs, fig. 87) sont désormais en superposition avec les nouveaux tubes criblés (ps) réalisant la disposition superposée. Leur différenciation correspond au début d'une troisième phase du développement que nous appellerons la *Phase superposée*.

Cette phase superposée peut persister indéfiniment, grâce au jeu des cellules génératrices (f, fig. 87) qui produisent de nouveaux tubes criblés et de nouveaux vaisseaux toujours superposés. Elle est, dans ce cas, la dernière phase de l'évolution, pour la plante considérée.

Mais le jeu des cellules génératrices peut être, au contraire, à peine indiqué, la phase superposée ayant alors une durée très courte, comme cela s'observe chez beaucoup de Monocotylédones, par exemple. Dans ce cas, les cellules situées de part et

d'autre des derniers vaisseaux superposés se différencient de proche en proche, et les nouveaux vaisseaux (xp, fig. 88) résultant de leur différenciation arrivent à entourer chaque groupe criblé d'un cercle plus ou moins complet. La disposition périphérique se trouve finalement réalisée, et la phase qui correspond à sa formation sera pour nous la *Phase périphérique*.

Telle est, pendant le second cycle, la marche du dévelop-



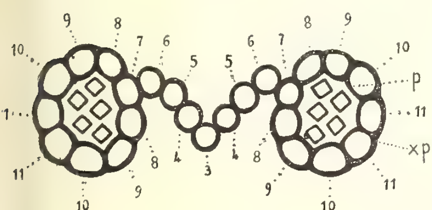


Fig. 88. — Disposition alterne (3). — Disposition intermédiaire (4, 5). — Disposition superposée (6, 7) et disposition périphérique (*p*, *xp*). — *p*, tubes criblés ; *xp*, vaisseaux périphériques formés successivement (8, 9, 10, 11). Cette dernière différenciation correspond à la phase périphérique.

Fig. 89. — *Cordylina colacoma.* — Portion de coupe transversale de l'extrémité du cotylédon montrant des vaisseaux correspondant aux quatre phases. — *p*, phloème, *xa*, dernier vaisseau de la phase alterne (qui est beaucoup mieux représentée vers la base du cotylédon) ; *xi*, vaisseaux intermédiaires ; *xs*, vaisseaux superposés ; *xp*, vaisseaux périphériques.

pement. On peut en observer les diverses phases dans le cotylédon de certaines *Liliacées* (fig. 89) par exemple, où elles sont bien représentées, à l'exception de la dernière qui n'est qu'ébauchée, mais toutefois suffisamment pour être aisément reconnue.

Les trois premières phases se montrent très fréquemment. Ainsi, dans la racine de la plupart des Gymnospermes et des Dicotylédones, elles se succèdent fort régulièrement. On peut aussi constater leur présence, dans la tige de certaines Cryptogames. Par exemple, dans *Poroxylon Edwarsii*, on voit les vaisseaux alternes (px, fig. 90) suivis des vaisseaux intermédiaires (x) et des vaisseaux superposés (xs) auxquels se sont ajoutés de nombreux vaisseaux superposés (x^2, fig. 90).

Mais, ailleurs, cette marche ne s'observe pas aussi aisément, parce que le cycle est incomplet. En effet, dans un grand

nombre de cas, le second cycle est incomplet et il le devient de plusieurs manières fort différentes.

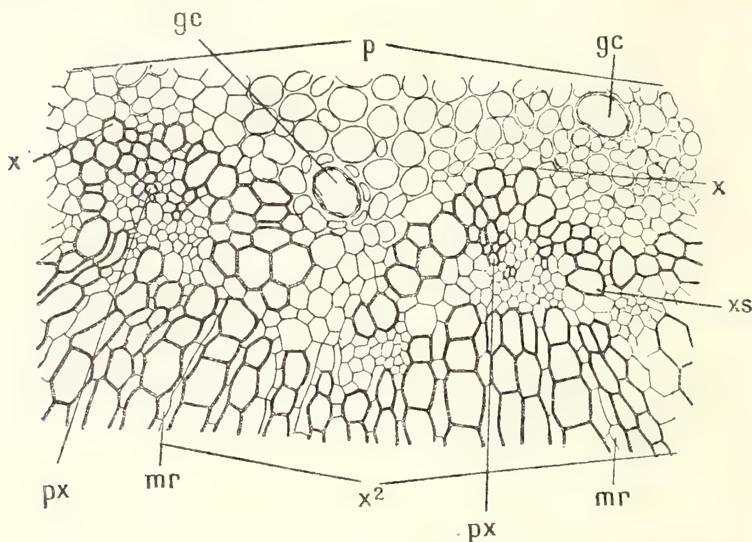


Fig. 90. — *Poroxylon Edwarsii.* — Portion de coupe transversale de tige, d'après Bertrand et Renault. Cette coupe doit être interprétée selon moi de la façon suivante : *px*, vaisseaux alternes, suivis de part et d'autre par les vaisseaux intermédiaires *x*, puis par les vaisseaux superposés *xs*, auxquels succèdent les vaisseaux secondaires x^2.

Il peut être incomplet ; 1° par suite d'un arrêt de l'évolution ; 2° par suite d'une accélération dans l'évolution ; 3° par suite de la disparition d'éléments conducteurs dont l'existence n'est que transitoire.

Réduction du second cycle par arrêt de l'évolution. — L'arrêt peut se produire à un stade quelconque de l'évolution. Quand il a lieu après la première phase, par exemple, les phases suivantes ne sont évidemment pas représentées. Alors, l'appareil conducteur se trouve réduit à la seule disposition alterne, qui correspond à cette première phase. C'est le cas qui se trouve réalisé, dans la racine de beaucoup de Cryptogames et de Monocotylédones, ainsi que dans la tige de certaines Cryptogames telles que *Lycopodium* et *Selaginella*.

Réduction du second cycle par accélération de l'évolution. — Quand il se produit une accélération, c'est la première phase, au contraire, qui est plus ou moins incomplètement représentée. Si l'accélération est grande, la première phase est très réduite.

Si elle est plus grande, la première phase est supprimée complètement. Si elle devient plus grande encore, la phase intermédiaire est supprimée également, de sorte que la phase superposée devient la phase initiale, ainsi qu'on le voit dans la tige des Gymnospermes et des Dicotylédones. Enfin, l'accélération peut être telle que la phase superposée soit elle-même plus ou moins réduite. Dans ce cas, la phase périphérique paraît seule représentée, comme cela a lieu dans la tige de beaucoup de Monocotylédones.

Pour constater cette accélération, considérons une jeune plantule de Phanérogame (fig. 91). Dans sa radicule, la première phase est représentée par un faisceau vasculaire que nous supposons formé de trois vaisseaux. Ce faisceau se continue dans la base de la tige jusqu'à une faible hauteur (*a*, fig. 91) où il se montre encore en alternance (xa, fig. 92) avec deux faisceaux

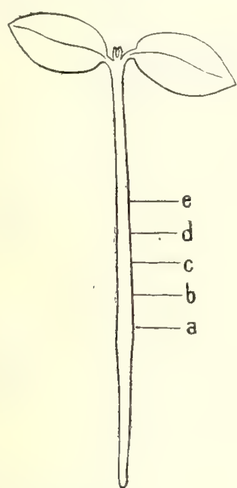


Fig. 91. — Jeune plantule. — *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, niveaux successifs de l'hypocotyle, à chacun desquels correspond l'une des dispositions figurées à la suite.

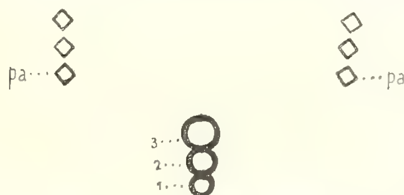


Fig. 92. — Disposition des éléments conducteurs, sur la coupe transversale faite au niveau *a* (fig. 91). — *pa*, tubes criblés alternes : 1, 2, 3, vaisseaux alternes. — Dans cette figure, ainsi que dans les cinq figures suivantes, on a représenté, pour simplifier le dessin, un seul faisceau vasculaire.

criblés (pa). Mais au-dessus, en *b* (fig. 91), les premiers tubes criblés (pa, fig. 93) ne sont plus représentés, de même que le premier vaisseau alterne (1, fig. 93) tandis que les tubes criblés intermédiaires (pi) se montrent et que le premier vaisseau intermédiaire (4, fig. 93) apparaît de part et d'autre du dernier vaisseau alterne. Un peu plus haut, en *c* (fig. 94), le second vaisseau alterne (2, fig. 94) n'est plus représenté et le second vaisseau intermédiaire (5) se montre.

Au-dessus, en *d* (fig. 91), les tubes criblés superposés (ps, fig. 95) se différencient déjà. En même temps, le troisième

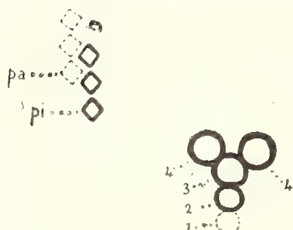


Fig. 93. — Disposition des éléments conducteurs au niveau *b* (fig. 91). — Les tubes criblés alternes (*pa*) dont la place est indiquée par un pointillé ne sont plus représentés. — *pi*, tubes criblés intermédiaires. — Le premier vaisseau alterne (1) marqué par un pointillé n'est plus représenté. Le premier vaisseau intermédiaire (4) est différencié.

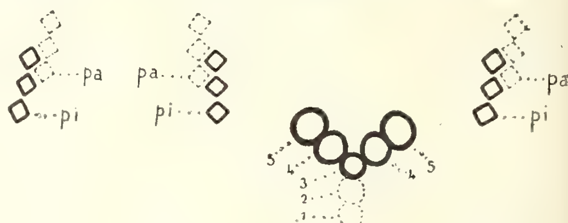


Fig. 94. — Disposition des éléments conducteurs au niveau *c* (fig. 91). Le second vaisseau alterne (2) n'est plus représenté. — Le second vaisseau intermédiaire (5) est différencié.

vaisseau alterne (3, fig. 95) fait défaut, de sorte que la première phase n'est plus représentée à ce niveau et le premier vaisseau superposé (6, fig. 95) apparaît.

Enfin, plus haut encore, en *e* (fig. 91), les tubes criblés intermédiaires (pi, fig. 96) font défaut à leur tour, de même que les vaisseaux intermédiaires (4-5, fig. 96). Dès lors, la phase intermédiaire elle-même cesse d'être représentée. Seule la phase superposée subsiste sous forme du phloème (ps) et du xylème (xs) dont le second vaisseau (7) apparaît (fig. 96).

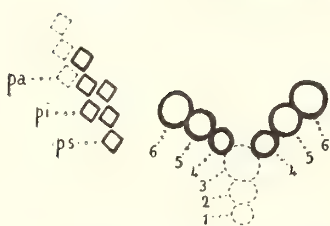


Fig. 95. — Disposition des éléments conducteurs au niveau *d* (fig. 91). — *ps*, tubes criblés superposés. Le troisième vaisseau alterne (3) n'est plus représenté. — Le premier vaisseau superposé (6) est différencié.

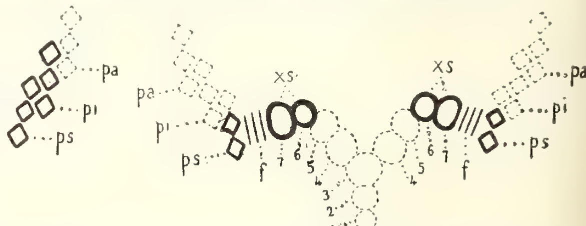


Fig. 96. — Disposition des éléments conducteurs au niveau *e* (fig. 91). — Les tubes criblés intermédiaires *pi* ne sont plus représentés. Les vaisseaux intermédiaires (4, 5) ne sont plus représentés. Le second vaisseau superposé (7) est différencié ; *ps*, phloème superposé ; *xs*, xylème superposé ; *f*, formations secondaires.

A partir de ce niveau (*e*, fig. 97), pour cette plante, et aussi bien dans la tige que dans les feuilles, la phase superposée sera désormais seule représentée.

Chez beaucoup de Monocotylédones, l'accélération est poussée plus loin. La phase superposée elle-même est plus ou moins complètement supprimée et c'est la phase périphérique qui est réalisée (fig. 97) dès la base de la tige.

Par suite de cette accélération, nous avons donc passé dans notre plantule, de la disposition alterne (fig. 92), qui est primitive, à la disposition superposée (fig. 96) qui est plus récente. C'est ce qu'on appelle d'ordinaire passer de la racine à la tige. En effet, d'après le principe rappelé dans la partie historique, passer de la racine à la tige, c'était passer de la disposition alterne, qui caractérise la première, à la disposition superposée, qui caractérise la seconde. Or, l'on admettait que, dans ce passage, le faisceau vasculaire se dédouble suivant le rayon, ses deux moitiés exécutant ensuite un mouvement de rotation pour prendre la position superposée qu'elles présentent dans la tige.

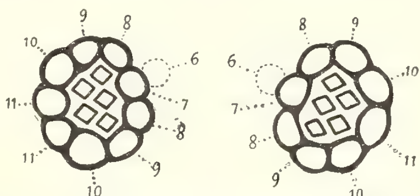


Fig. 97. — Disposition des éléments conducteurs dans une portion de tige de Monocotylédone. — Le premier vaisseau superposé (6) n'est plus représenté. 8, 9, 10, 11, vaisseaux périphériques successifs entourant le phloème.

En réalité, il ne se produit ni dédoublement ni rotation. Il n'y a là qu'une apparence, apparence causée par la suppression successive des vaisseaux anciens, et par l'apparition plus hâtive des vaisseaux nouveaux.

Cette apparence, d'ailleurs, peut être expliquée d'une manière presque schématique.

Ainsi, quand le premier vaisseau alterne (1, fig. 93) cesse de se différencier, le premier vaisseau intermédiaire (4, fig. 93) se montre. Quand le second vaisseau alterne (2, fig. 94) fait défaut, c'est le second vaisseau intermédiaire (5, fig. 94) qui apparaît. Comme les vaisseaux intermédiaires se produisent à la fois de part et d'autre des derniers vaisseaux alternes, cela donne l'apparence d'une bifurcation, d'un dédoublement qui commence. L'illusion est d'autant plus forte qu'à mesure que les branches de la bifurcation s'allongent par l'addition de vaisseaux nouveaux, le tronc primitif, formé par les vaisseaux alternes, se raccourcit, par suite de la non-différenciation des vaisseaux

anciens. Quand tous les vaisseaux alternes manquent (fig. 95), les deux branches de la bifurcation se montrent séparées l'une de l'autre et le dédoublement paraît achevé.

L'apparence de rotation s'explique de même, par les changements de position que présentent les vaisseaux nouveaux par rapport aux vaisseaux qui successivement sont supprimés.

Quand le développement est très accéléré, les phénomènes

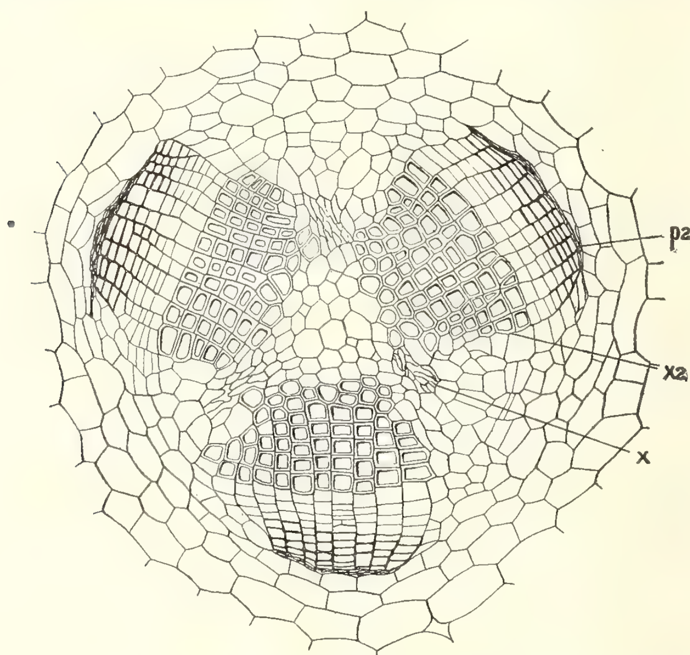


Fig. 98. — *Cryptomeria japonica.* — Portion centrale de coupe transversale faite dans la région supérieure de l'hypocotyle. *x*, vaisseaux alternes en voie de résorption ; *p2*, phloème secondaire ; *x2*, xylème secondaire.

que nous venons d'indiquer se produisent très brusquement, dès la base de la tige, et leur succession est alors difficile à saisir.

Mais souvent l'accélération est moindre et la première phase persiste jusqu'au sommet de l'hypocotyle, où sa suppression est facile à constater (x, fig. 98).

Dans des cas nombreux, le développement est moins accéléré encore, car c'est seulement dans le cotylédon que la première phase disparaît.

Enfin, chez certaines plantes fossiles très anciennes, telles que

les *Sphenophyllum* (fig. 99), les *Poroxylon* (fig. 90), l'accélération était nulle. Aussi, non seulement la première phase était représentée dans la tige entière, ainsi que les phases suivantes, mais encore les formations correspondant à ces diverses phases persistaient et demeurent conservées dans toute la hauteur de leur tige.

Ainsi, par le fait de cette accélération, la structure primitive peut être modifiée beaucoup. Il nous suffit de comparer les plantes actuelles à ces plantes anciennes, pour le constater. Cette comparaison nous montre que les dispositions primitives ont disparu dans la tige, ne laissant de traces qu'au début de sa formation, mais elle nous montre, en outre, que ces formations primitives sont encore représentées complètement dans la racine.

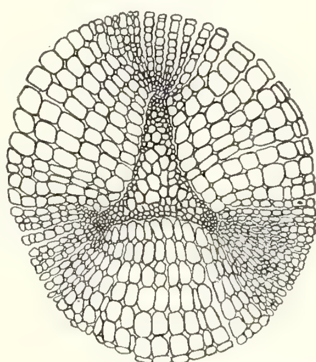


Fig. 99. — *Sphenophyllum plurifoliatum.* — Portion centrale de coupe transversale de tige, d'après Williamson et Scott. — On distingue aussi nettement que dans une racine les différentes formations vasculaires qui ont précédé la phase superposée.

Chez les Phanérogames, en particulier, la tige a acquis, par rapport à la racine, une accélération considérable. Cette accélération est souvent si grande qu'il ne subsiste même plus aucun vaisseau d'origine primaire, les premiers vaisseaux différenciés appartenant aux formations secondaires.

De l'accélération basifuge. — Cette accélération, que nous appelons *basifuge* (1) afin d'indiquer qu'elle croît à partir de la base de la tige, se manifeste de diverses manières et donne lieu à des interprétations qui doivent être signalées ici.

Dans une plantule de Phanérogame, les cloisonnements secondaires, par exemple, se montrent au sommet de l'hypocotyle, alors qu'ils n'existent pas encore à sa base. Les premiers vaisseaux peuvent aussi apparaître au sommet de l'hypocotyle, et même dans les cotylédons, avant que leur différenciation soit visible au-dessous.

Des constatations semblables ont été faites par un certain

(1) P. 208.

nombre d'auteurs qui, voyant la différenciation des vaisseaux apparaître d'abord vers la partie supérieure des faisceaux, en ont conclu que la formation des faisceaux conducteurs est basipète, ce qui, à leurs yeux, fournissait un argument de plus en faveur de la théorie foliaire. Nous avons eu l'occasion de citer ces faits, dans la partie historique consacrée aux diverses théories végétales.

Quand, au sommet d'une tige, on voit un faisceau se différencier, vers la base d'une feuille, avant que sa différenciation, au-dessous de ce niveau, soit encore visible, il est peut-être naturel de croire qu'il s'agit là d'une formation basipète. En tout cas, les éléments de comparaison font défaut pour décider si les premiers vaisseaux correspondent bien à une formation antérieure, puisque tous les vaisseaux appartiennent à la même phase (phase superposée) du développement.

Quand, au début de la formation de la tige, on voit des vaisseaux apparaître vers la base du cotylédon, avant que leur différenciation soit visible au-dessous, dans l'hypocotyle, il est tout aussi naturel de croire à une formation basipète. Or, dans cette portion initiale de tige, il existe souvent des éléments pouvant permettre la comparaison. Il y a là, en effet, des vaisseaux appartenant aux diverses phases du développement. Il est donc aisé de savoir à laquelle de ces phases appartiennent les premiers vaisseaux différenciés. Toutefois, quand ces premiers vaisseaux sont alternes, on pourra encore soutenir que la formation est basipète, puisque les uns et les autres appartiennent à la première phase. Mais quand les premiers vaisseaux qui apparaissent, vers la base des cotylédons, sont des vaisseaux superposés, alors que les vaisseaux alternes ne sont pas encore différenciés à la base de l'hypocotyle, admettre encore que l'ordre d'apparition indique l'ordre de la formation primitive, en d'autres termes, admettre la formation basipète, c'est admettre, en même temps, que la disposition superposée est antérieure à la disposition alterne. C'est, en effet, la manière de voir des partisans de la théorie des phytons.

Mais il y a mieux encore. Quand les vaisseaux superposés qui apparaissent ainsi, au sommet, avant les vaisseaux alternes de la base sont des vaisseaux secondaires, admettre encore la

formation basipète, c'est admettre que les formations secondaires sont antérieures aux formations primaires. Or, il suffit d'énoncer une telle conclusion pour montrer que la théorie de la formation basipète ne saurait être acceptée.

Au contraire, l'interprétation basée sur l'accélération basifuge convient aux divers cas, et permet d'expliquer aisément tous les faits observés.

Réduction du second cycle par disparition d'éléments transitoires. — Le second cycle peut aussi paraître incomplet par suite de la disparition d'éléments conducteurs qui ont une durée plus ou moins éphémère.

Ce fait explique, ainsi que nous le verrons, certaines apparences qui sont également interprétées d'une manière fort différente.

On savait depuis longtemps que les éléments conducteurs, même les vaisseaux lignifiés, peuvent disparaître, mais nous avons montré que cette disparition a lieu au début du développement des plantules, par conséquent avant que soit complètement réalisée la structure qui était regardée jusqu'alors comme la structure primitive (1).

C'est ainsi que l'on attribuait d'ordinaire aux cotylédons une structure superposée, alors que beaucoup d'entre eux ont, au début, une structure alterne, au moins sur une certaine longueur de leur portion basilaire.

Voici de quelle manière le cycle devient incomplet dans ces cas.

Considérons, par exemple, des Dicotylédones n'ayant acquis qu'une faible accélération, de sorte que les premières phases du cycle sont représentées jusque dans leurs cotylédons.

Dans la base de ces cotylédons on voit se différencier d'abord un faisceau vasculaire alterne (B, fig. 100) de part et d'autre duquel existe déjà un groupe criblé (L).

Ensuite, se différencient des vaisseaux intermédiaires (B′, fig. 101), en même temps qu'augmente le nombre des éléments criblés.

Un peu plus tard, des vaisseaux superposés (B″, fig. 101) font suite aux vaisseaux intermédiaires, en même temps que

(1) G. Chauveaud, Recherches sur les tissus transitoires du corps végétatif des plantes vasculaires. *Ann. des Sc. Nat.*, IXe série, t. XII.

se montrent des tubes criblés superposés. Dans ces cotylédons, toutes les phases du cycle sont donc représentées et le cycle semble complet.

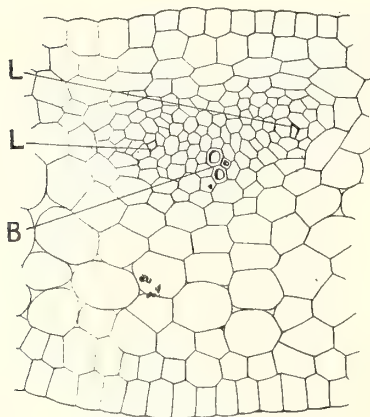


Fig. 100. — *Beta vulgaris.* — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon. — État jeune montrant les vaisseaux alternes B, entre les deux demi-faisceaux criblés.

Mais pendant que se poursuit ainsi la différenciation de ces nouveaux vaisseaux et de ces nouveaux tubes criblés, on peut assister aussi à la disparition des premiers vaisseaux et des premiers tubes criblés. D'abord les premiers vaisseaux alternes entrent en voie de régression (B, fig. 101), leur paroi s'amincit, se plisse diversement, entraînant une modification de leur contour qui disparaît enfin, après résorption complète de la membrane. Les autres vaisseaux alternes sont peu à peu résorbés de la même manière. Il ne reste donc plus à ce moment aucune trace de la disposition alterne.

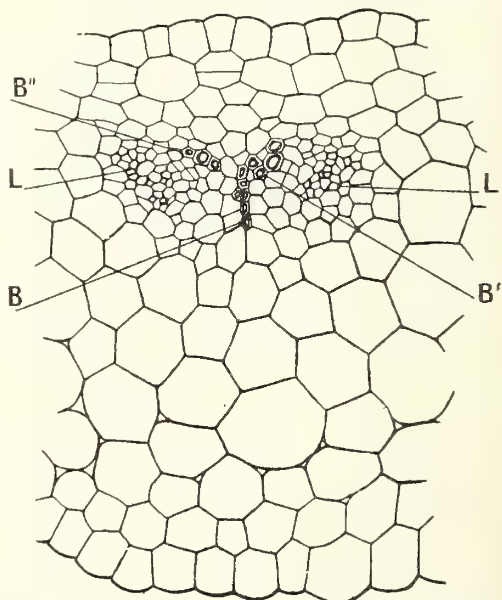


Fig. 101. — *Beta vulgaris.* — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon. État plus âgé que le précédent (fig. 100), montrant de part et d'autre des vaisseaux alternes B, les vaisseaux intermédiaires B′ et les vaisseaux superposés B″. — Déjà, les premiers vaisseaux alternes B, sont en voie de résorption.

Les vaisseaux intermédiaires entrent à leur tour en voie de résorption et disparaissent aussi complètement (fig. 102). A partir de ce moment, la disposition superposée se trouve seule représentée.

Les vaisseaux su-

perposés les plus anciens peuvent également disparaître, de sorte que la disposition superposée elle-même n'est que partiellement représentée, et souvent, en définitive, par des éléments qui tous appartiennent aux formations secondaires.

En tout cas, le cycle se montre désormais fort incomplet.

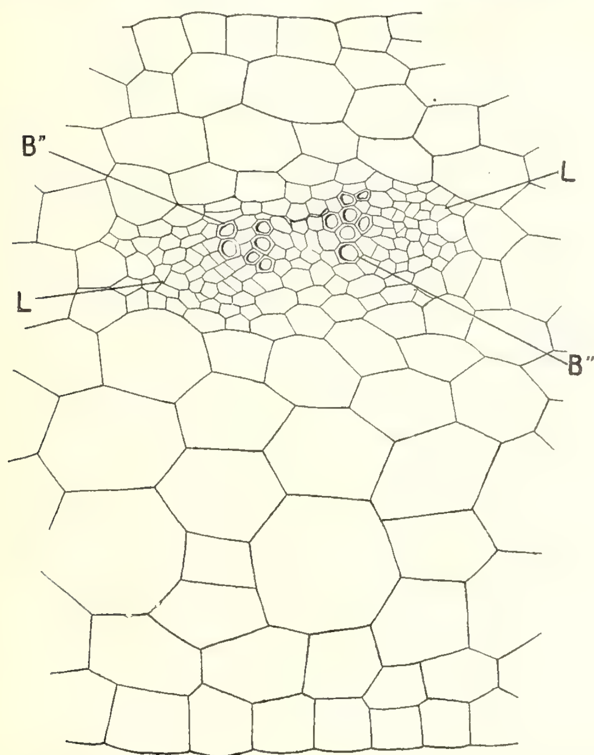


Fig. 102. — *Beta vulgaris.* — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon. — État complètement développé. — Il n'y a plus trace des vaisseaux alternes. Les vaisseaux intermédiaires sont encore indiqués par la traînée transversale qui se voit entre les deux groupes de vaisseaux superposés B".

Aussi l'observateur, survenant après l'épanouissement du cotylédon, décrivait-il cette dernière disposition comme étant la disposition primitive.

Cette disparition d'éléments conducteurs a lieu de la même manière dans l'hypocotyle, où elle s'accomplit progressivement de haut en bas.

Dans un grand nombre de plantules de Phanérogames, cette destruction d'éléments conducteurs, avec accélération basifuge,

contribue à produire l'apparence de rotation et de dédoublement qui est encore attribuée aux faisceaux vasculaires.

En effet, dans l'hypocotyle d'une plantule à un moment donné, tous les vaisseaux différenciés peuvent subsister encore à sa base, tandis que les vaisseaux alternes sont déjà résorbés dans sa région moyenne et que, vers son sommet, les vaisseaux intermédiaires eux-mêmes sont également détruits. Quand on ne tient aucun compte des vaisseaux transitoires, on interprète cet état en disant : l'hypocotyle, dans sa région inférieure, possède la structure racine ; dans sa région moyenne, les faisceaux vasculaires alternes sont dédoublés et leurs moitiés sont en voie de rotation ; enfin, dans sa région supérieure, la rotation étant achevée, la structure tige est réalisée.

Nous ferons remarquer que l'on pourrait aussi faire une interprétation identique en allant de la base au sommet du cotylédon non épanoui. On serait ainsi conduit à dire que l'on passe de la structure racine à la structure tige, à l'intérieur d'une même feuille, ce qui prouve combien cette interprétation est fautive.

Variation de la durée des différentes phases. — Outre les causes que nous venons de signaler, il en est d'autres qui peuvent modifier la durée des différentes phases.

Dans l'évolution typique que nous avons esquissée, nous avons laissé de côté toutes les modifications susceptibles de se produire dans les dispositions principales de l'appareil conducteur.

Ayant distingué deux cycles dans le développement, nous avons ensuite partagé chaque cycle en plusieurs phases dont chacune se trouve caractérisée par une disposition différente. Mais il doit être bien entendu que ce partage ne correspond pas rigoureusement à des étapes nettement séparées l'une de l'autre et ayant une égale importance, tant par leur durée que par le nombre des éléments qui leur correspondent.

Ainsi, durant le premier cycle, par exemple, quand les premiers vaisseaux se différencient à une faible distance du centre, on peut encore regarder la disposition comme centrique et rattacher leur développement à la première phase, au lieu de l'attribuer à la seconde.

De même, pendant le second cycle, quand les derniers vaisseaux alternes se trouvent loin du centre, si les groupes criblés sont peu nombreux et éloignés des groupes vasculaires alternes, la phase durant laquelle se différencient les éléments intermédiaires sera largement représentée. Si, au contraire, les derniers vaisseaux alternes atteignent le centre, les vaisseaux qui apparaissent à leur suite se trouvent immédiatement superposés aux groupes criblés. Par conséquent, la disposition intermédiaire ne se trouve pas représentée, et la phase intermédiaire qui lui correspond paraît être supprimée.

Ces remarques, que l'on pourrait développer davantage, suffiront sans doute à montrer qu'il s'agit en réalité d'un développement continu, susceptible, ainsi que nous l'indiquions ci-dessus, de variations nombreuses dans la durée de ses différentes phases et dans le nombre des éléments correspondant à chacune d'elles.

Sur le sens de la différenciation des éléments conducteurs. — Nous avons défini les différentes dispositions offertes par l'appareil conducteur sans faire intervenir en premier lieu, comme on le fait généralement, le sens suivant lequel se fait la différenciation des éléments conducteurs. Cela montre qu'il est possible d'établir des définitions basées exclusivement sur la double situation relative des tubes criblés et des vaisseaux, par conséquent sans employer les expressions de *vaisseaux centripètes* et de *vaisseaux centrifuges*. Or, c'est intentionnellement que nous avons laissé de côté ces expressions, estimant qu'elles ont contribué à répandre une confusion fâcheuse dans les recherches embryogéniques.

D'autre part, quand les éléments conducteurs sont répartis suivant une courbe très sinueuse, comme cela a lieu chez beaucoup de Cryptogames, on peut être conduit à appeler centripètes et centrifuges des vaisseaux qui correspondent à la même phase et qui appartiennent absolument à la même formation. C'est encore une raison pour ne pas faire intervenir cette notion dans la caractéristique des vaisseaux et des tubes criblés.

Mais puisque les dispositions principales ont été caractérisées sans recourir à ces expressions, nous pouvons ajouter quelques

détails relatifs à la marche de la différenciation des éléments conducteurs, dans les dispositions successives qu'ils présentent.

Dans la première phase du premier cycle, ou phase centrique, le développement peut être réduit à deux ou trois vaisseaux. Dans ce cas, il n'y a d'ordinaire rien de précis à dire sur le sens suivant lequel se fait leur différenciation. Quand le nombre des vaisseaux est plus grand, leur différenciation s'effectue de proche en proche tout autour des premiers. On pourra donc dire que la différenciation suit une marche centrifuge et que les vaisseaux, dans cette disposition primitive, sont des vaisseaux centrifuges.

Quand les premiers vaisseaux sont situés hors du centre, c'est-à-dire dans la seconde phase, ou phase excentrique, la différenciation des vaisseaux suivants peut se faire encore de la même manière, au moins pendant un certain temps. Ensuite, cette différenciation s'exagère ou même se localise tout à fait suivant une seule direction ou suivant deux directions opposées.

Quand la disposition alterne se réalise, il peut arriver que le caractère primitif se manifeste encore, pendant un certain temps, par la production de quelques vaisseaux entourant les premiers, ou s'exagère et même se localise suivant une seule direction. En général, quand la disposition alterne est établie, la différenciation des vaisseaux est, dès le début, centripète, et les premiers vaisseaux sont situés vers l'extérieur (structure périxyle ou exarche.

En ce qui concerne les tubes criblés, il suffit de dire que dans ces diverses phases leur différenciation est généralement centripète, mais on ne peut préciser davantage en raison des sinuosités que peut présenter la courbe criblée.

Pendant la phase intermédiaire, la différenciation des vaisseaux se fait suivant une direction qui n'est ni centripète ni centrifuge, mais passe de l'une à l'autre. Elle se montre donc intermédiaire par rapport à ces deux directions. La différenciation des tubes criblés, durant la même phase, s'accentue suivant la direction des nouveaux vaisseaux. On peut donc dire que la différenciation des tubes criblés et des vaisseaux se fait suivant une même direction intermédiaire, mais en sens inverse.

Pendant la phase superposée, la marche de la différenciation des vaisseaux se fait suivant la direction centrifuge, tandis que la marche de la différenciation des tubles criblés se fait en direction centipète.

Enfin, dans la phase périphérique, la différenciation des vaisseaux se fait de part et d'autre des derniers vaisseaux superposés, se dirigeant de proche en proche, de façon à entourer chaque groupe criblé plus ou moins complètement. Les tubes criblés ainsi entourés se sont souvent différenciés en direction centripète, c'est-à-dire pendant la phase précédente. Ils présentent, en effet, une avance très marquée par rapport aux vaisseaux, de sorte que la plupart des tubes criblés sont différenciés, quand la différenciation des premiers vaisseaux, ou vaisseaux superposés, est réalisée.

Nous pouvons maintenant présenter un résumé de l'évolution, en tenant compte du sens de la différenciation des éléments conducteurs.

Résumé de l'évolution considérée dans ses phases successives. — *Phase centrique.* — Les premiers vaisseaux se montrent au centre du cercle continu ou discontinu formé d'abord par les premiers tubes criblés. Les autres vaisseaux se différencient ensuite autour des premiers, c'est-à-dire en direction centrifuge. Tous ces vaisseaux forment ensemble un groupe unique.

Phase excentrique. — Les premiers vaisseaux se montrent plus ou moins loin du centre de l'espace circonscrit par les premiers tubes criblés. Les autres vaisseaux peuvent se former autour des premiers, mais il y a en général une prédominance plus ou moins marquée dans une seule direction ou dans deux directions opposées. Les premiers vaisseaux sont répartis en un ou plusieurs groupes.

Phase alterne. — Les premiers vaisseaux sont tellement excentriques que la courbe formée par les tubes criblés se montre interrompue, vis-à-vis des vaisseaux, suivant des arcs plus ou moins grands. Dans chacun des groupes vasculaires, les vaisseaux suivants se différencient rarement autour des premiers; leur différenciation se localise suivant une direction qui est généralement centripète. D'ordinaire, les groupes criblés

et les groupes vasculaires sont en nombre égal. Quand ils sont en nombre inégal, les groupes criblés sont généralement plus nombreux que les groupes vasculaires, ainsi qu'on l'observe dans l'hypocotyle de beaucoup de Phanérogames.

Phase intermédiaire. — Les vaisseaux intermédiaires se différencient de part et d'autre de la direction centripète. Les premiers d'entre eux sont presque alternes, puisque très souvent ils se trouvent au contact des derniers vaisseaux alternes ; tandis que les derniers vaisseaux intermédiaires sont presque superposés, puisqu'ils touchent le plus souvent les premiers vaisseaux superposés, la différenciation vasculaire allant, durant cette phase, de la direction centripète à la direction centrifuge. Souvent, la phase intermédiaire paraît supprimée et le passage de la disposition alterne à la disposition superposée se fait brusquement. Cela a lieu, d'une part, quand les vaisseaux alternes se rejoignent au centre ; d'autre part, quand les faisceaux vasculaires sont très nombreux et très rapprochés des faisceaux criblés ; enfin quand les faisceaux criblés, séparés d'abord par les faisceaux alternes, se réunissent l'un à l'autre, après suppression de ces vaisseaux alternes.

Phase superposée. — Cette phase est l'une des plus impor tantes, si l'on tient compte de sa durée et du nombre des éléments qui lui correspondent. En effet, sa durée est pour ainsi dire infinie, comme est illimité le nombre de ses éléments. Quand le développement est peu ou pas accéléré, les premiers vaisseaux superposés, toujours d'origine primaire sont d'ordinaire au contact des vaisseaux intermédiaires. Quand le développement est accéléré, les vaisseaux superposés sont les premiers éléments du xylème qui apparaissent. Il se peut alors que les premiers vaisseaux différenciés appartiennent aux formations secondaires, qui acquièrent souvent comme on sait, un développement considérable.

Phase périphérique. — Quand la phase superposée est réduite, au moins, en ce qui concerne le xylème, la disposition périphérique se montre. Dans ce cas, les formations secondaires, qui sont pour ainsi dire la caractéristique la plus frappante de la phase superposée, sont nulles ou peu développées, les vaisseaux qui apparaissent se différencient aux dépens de

cellules déjà existantes, et c'est de proche en proche qu'ils arrivent à entourer les groupes criblés.

En suivant la marche du développement, dans les cotylédons de certaines Liliacées, par exemple, on voit bien comment la phase périphérique fait suite à la phase superposée, qui succède elle-même à la phase intermédiaire, laquelle a été précédée de la phase alterne très bien représentée, au début, jusque dans la portion basilaire de ces cotylédons. Mais, au contraire, dans la plupart des Monocotylédones, l'accélération est telle que les phases primitives sont supprimées, dès la base de la tige, où la phase périphérique paraît réalisée en premier lieu.

De la disposition opposée. — A propos de la phase alterne, nous avons vu que les groupes criblés et les groupes vasculaires sont souvent en nombre égal. Il arrive aussi qu'il n'y a qu'un seul groupe criblé et un seul groupe vasculaire. Ce cas a une importance qu'il s'agit de mettre en évidence.

Ainsi, dans les premières feuilles de certaines Cryptogames, on trouve, à la base du pétiole, un groupe criblé occupant les trois quarts de la périphérie du cercle dont l'autre quart est occupé presque entièrement par le groupe vasculaire. En s'élevant dans le limbe, on voit le groupe criblé se rétrécir graduellement. A un certain niveau, il est aussi étroit que le groupe vasculaire situé toujours diamétralement par rapport à lui. En même temps, on peut constater que le conjonctif, qui, à la base du pétiole, formait la portion centrale du cercle, s'est également réduit progressivement, de telle sorte que le cylindre central de la base est devenu un cordon plus grêle, dans lequel les vaisseaux et les tubes criblés sont appliqués les uns contre les autres. La réduction se poursuivant davantage, le cylindre central arrive à n'être plus représenté que par un seul vaisseau et par un seul tube criblé. La disposition, dans le limbe de cette feuille, peut donc être regardée comme un cas limite de la disposition alterne; ce cas limite étant obtenu par la réduction progressive du cylindre central tel qu'il existe à la base du pétiole.

Il faut bien se garder de confondre cette disposition avec celle qui existe dans la feuille des Phanérogames. En effet, chez les Phanérogames, la disposition *superposée* de la feuille est,

comme nous l'avons vu, le résultat d'une évolution qui se traduit, en particulier, par un changement dans le sens de la différenciation vasculaire ; tandis que chez les Cryptogames ce changement n'existe pas, il y a simplement réduction du cylindre central.

Afin de bien distinguer la disposition réalisée dans la feuille de Cryptogame, de la disposition superposée des Phanérogames, nous lui donnerons le nom de *disposition opposée*.

La disposition opposée est donc un cas particulier de la disposition alterne où le cylindre central est réduit, sans que la différenciation vasculaire subisse aucun changement de direction ; tandis que la disposition superposée dérive de la disposition alterne par voie indirecte, c'est-à-dire avec inversion du sens de la différenciation vasculaire. En outre, la disposition opposée appartient au premier cycle du développement et les éléments conducteurs qui lui correspondent sont tous d'origine primaire ; tandis que la disposition superposée appartient au second cycle, et les éléments qui lui correspondent sont surtout des éléments secondaires.

La disposition opposée est non seulement une disposition primaire, mais elle est peut-être la plus primitive de toutes les dispositions présentées par l'appareil conducteur. On pourrait, en effet, soutenir qu'elle a été réalisée, de prime abord, dans le thalle différencié qui devint la première plante vasculaire.

En tout cas, elle se trouve réalisée dès la base du pétiole cotylédonaire, dans un certain nombre de Cryptogames, par exemple chez *Polypodium vulgare*, et elle persiste dans plusieurs des feuilles suivantes, la disposition alterne proprement dite ne lui succédant, chez cette plante, que dans les feuilles ultérieures.

REMARQUES RELATIVES A LA VALEUR DE CERTAINS TERMES USITÉS EN ORGANOGAPHIE

En modifiant ainsi profondément les conceptions anciennes, l'ontogénie nous conduit à modifier aussi la signification attribuée à certains termes et à certaines définitions qui étaient jadis en harmonie avec ces conceptions.

De la stèle. — On donne, comme nous savons, le nom de stèle au cylindre central. Quand il s'agit de la racine, la stèle, telle qu'elle a été définie par Van Tieghem, a une existence réelle et une autonomie qui se maintient, au moins dans la plupart des plantes vasculaires.

Mais quand il s'agit de la tige ou de la feuille, qui ont un mode de formation différent, la limite de la stèle ou de la méristèle n'est plus susceptible d'être définie par le développement. Quand cette assise limite présente certains des caractères de l'endoderme,elle les acquiert plus ou moins tard, et l'on ne saurait, au début, fixer de façon précise la limite interne de l'écorce.

Ainsi, dans la feuille du Sapin (*Abies*), par exemple, où l'on décrit, à l'état adulte, un endoderme très différencié, nous avons constaté que cet endoderme s'établit à travers un tissu primitivement homogène, qu'il sépare alors tardivement en une portion interne, que l'on dit stélique, et une portion externe, qu'on distingue, par suite, comme corticale. Au point de vue ontogénique, cette assise n'a donc pas la même signification qu'elle présente dans la racine.

D'ailleurs, son importance originelle est corroborée par la constance de sa disposition dans la racine ; tandis que, dans la tige, sa différenciation postérieure s'accompagne d'une diversité assez grande dans les différentes plantes, et même dans les parties différentes de la même tige.

En outre, dans la racine, l'écorce conserve son autonomie, car dans les points où se forme une radicelle, le tissu cortical est détruit par la formation nouvelle qui prend sa place. Au contraire, dans la tige, au point où se forme une branche ou une feuille, le tissu du manchon qui enveloppe le cylindre central n'est point détruit pour faire place à une formation nouvelle. Ce sont les cellules mêmes du manchon, dit cortical, qui se transforment sur place en tubes criblés, en vaisseaux, etc., de sorte que les mêmes cellules sont attribuées d'abord à l'écorce, ensuite à la stèle ou à la méristèle.

Enfin, nous avons fait remarquer précédemment que l'appareil conducteur qui constitue la stèle de la tige ne correspond, en général, qu'à une partie seulement de l'appareil conducteur

qui constitue la stèle de la racine. Souvent même, il ne correspond à aucune partie de ce dernier, par exemple quand la tige ne possédant que la disposition superposée, la racine ne présente que la disposition alterne.

Il résulte de tous ces faits que la stèle de la racine n'est pas du tout comparable à la stèle dont l'existence, dans la tige, est encore admise par un grand nombre de botanistes.

Du faisceau. — Le terme de faisceau a été employé avec une signification différente par divers auteurs. Autrefois, ainsi que nous l'avons déjà vu, on appelait faisceau un groupe de vaisseaux ayant un seul pointement trachéen. Cette manière de voir a été adoptée par un certain nombre d'anatomistes, tandis que les autres distinguent avec Naegeli deux sortes de faisceaux : les faisceaux *monarches*, qui ont un seul pointement trachéen, et les faisceaux *polyarches*, qui ont plusieurs pointements trachéens, ces derniers se subdivisant en faisceaux *diarches*, *triarches*, etc.

Cette distinction a été précisée par Bertrand dans sa théorie du faisceau (1) où se trouvent définis mathématiquement les faisceaux *monocentres* ou monarches, les faisceaux *polycentres* ou polyarches.

La discordance entre ces deux manières de voir se traduit de la façon suivante, quand il s'agit de la racine. Si cette racine a deux ou trois groupes vasculaires alternes, les premiers disent avec Van Tieghem qu'elle a deux ou trois faisceaux, ou plus brièvement qu'elle est *binaire* ou *ternaire*, tandis que les seconds disent qu'elle est diarche ou triarche.

D'une manière plus générale, les premiers disent que la racine a une stèle avec un nombre variable de faisceaux, tandis que les seconds disent que la racine a un seul faisceau avec un nombre variable de pointements trachéens.

En ce qui concerne les faisceaux seulement, la discordance provient de ce que les définitions reposent sur des bases purement arbitraires, ainsi que nous allons essayer de le montrer.

A l'origine, il est vrai, l'appareil conducteur du végétal était formé d'un faisceau unique à disposition péri-centrique ou centrique. La disposition alterne n'étant que le résultat de

(1) *Loc. cit.*

l'évolution de cet unique faisceau primitif, il est logique de considérer l'ensemble des groupes vasculaires alternes, comme représentant encore un faisceau unique à plusieurs pointements trachéens, c'est-à-dire un faisceau polyarche ou polycentre.

Dire que la racine possède un seul faisceau polyarche, ainsi qu'on l'indique dans la théorie du faisceau, c'est donc énoncer une opinion très soutenable.

Mais alors il serait logique aussi de considérer l'ensemble des groupes vasculaires superposés comme représentant encore un faisceau unique à plusieurs pointements trachéens, puisque ces groupes sont eux-mêmes le résultat de l'évolution des groupes alternes précédents.

Par suite, dire que la tige et les feuilles possèdent un faisceau unique polyarche serait donc énoncer une opinion tout aussi soutenable que la précédente, au sujet de la racine.

Cette conclusion suffit à montrer que la division des deux sortes de faisceaux est, au point de vue ontogénique, une division purement arbitraire.

S'il est relativement aisé de donner au faisceau sa signification intégrale, c'est-à-dire de l'envisager dans l'ensemble de ses phases quand il ne dépasse pas le premier cycle, ainsi que cela a lieu pour beaucoup de Cryptogames, il devient bien plus difficile de lui conserver cette signification quand il parcourt le second cycle, comme cela a lieu chez la plupart des autres plantes.

Ne pouvant pas donner au faisceau sa signification intégrale dans tous les cas, et ne pouvant, d'autre part, appliquer a des parties différentes une même définition, nous n'attacherons à ce terme aucune signification spéciale. Nous emploierons ce mot faisceau simplement pour désigner un seul groupe d'éléments conducteurs, soit criblés, soit vasculaires, dont le nombre, très variable, pourra se réduire à l'unité. Les éléments conducteurs pourront être soit seuls, soit accompagnés, séparément ou tous à la fois, de cellules annexes, de cellules de parenchyme, de fibres, etc. En un mot, la structure du groupe conducteur pourra varier beaucoup, de même que l'âge relatif de ses éléments, qui pourront être soit centriques, soit alternes, etc.

Dans la description des premiers développements de l'appareil conducteur des Phanérogames, par exemple, nous appelons faisceau chaque groupe criblé ou vasculaire en alternance qui apparaît dans la radicule. Mais nous trouvons commode de rattacher au même faisceau tous les éléments, qui, dans chaque groupe, se différencient à la suite des premiers. Quand, par suite de l'évolution, l'un de ces faisceaux se montre fragmenté en deux ou trois parties, soit dans l'hypocotyle, soit dans le cotylédon, nous désignons chacune de ces parties en disant la moitié, le tiers du faisceau. Pendant les premiers stades et sur un parcours peu élevé, on peut, en effet, envisager aisément tous les éléments qui dépendent d'un même faisceau, en tenant compte de ceux qui disparaissent, et cela permet une description plus rapide et plus compréhensive.

Xylème et Phloème. — Les deux parties constitutives du faisceau conducteur qui, à l'origine, avaient reçu les noms de bois et de liber ont été, depuis Naegeli, désignées assez généralement sous les noms de xylème et de phloème.

Van Tieghem a conservé les noms de bois et de liber en leur attribuant un sens précis. Par exemple, dans la racine, il réserve le nom de bois ou de ligneux au tissu vasculaire centripète, qui alterne avec les groupes criblés, auxquels il réserve aussi le nom de liber.

Par contre, il appelle faisceaux extra-ligneux tous les autres groupes vasculaires, qu'il désigne du nom de la région où ils se trouvent. De même, tous les groupes criblés situés en dehors du liber sont pour lui des faisceaux criblés extra-libériens auxquels il applique également le nom de la région où on les observe.

Ne voulant pas séparer, sous des noms différents, des portions de l'appareil conducteur qui appartiennent au même type, nous désignerons du même nom tous les éléments vasculaires qui présentent l'une des dispositions que nous avons décrites et nous choisirons pour ce nom le mot *xylème*, dont la signification générale n'a pas été restreinte.

De même, nous donnerons un même nom à tous les éléments criblés qui présentent l'une des dispositions décrites et nous choisirons le mot *phloème*, en faisant remarquer que le phloème

désignera l'ensemble des faisceaux criblés tels que nous les avons définis. Par conséquent, il aura un sens plus restreint que le phloème de Naegeli, qui comprenait un certain nombre d'éléments situés en dehors des premiers tubes criblés et ne faisant aucunement partie de l'appareil conducteur.

Nous pourrons désigner sous un autre nom, pour les mieux séparer, ou tout au moins faire suivre d'un qualificatif approprié, les éléments conducteurs qui se montreront en dehors des dispositions précédemment indiquées. En effet, ces éléments ne font pas partie, selon nous, du type général. Ils représentent des éléments surajoutés, qui correspondent à des modifications spéciales acquises seulement par certaines plantes ou par certains groupes de plantes. Ces éléments surajoutés permettront d'établir, à côté du type général, des types particuliers ayant une origine plus récente et n'offrant d'ailleurs qu'une importance secondaire.

Ainsi, les faisceaux criblés médullaires des Solanacées sont des formations spéciales qui ne doivent pas être rattachées au type général.

De même, les groupes vasculaires qui se trouvent en dedans des faisceaux foliaires ordinaires des Cycadées sont aussi des formations spéciales, et c'est parce qu'on a voulu les rattacher au type général qu'on a été conduit à des conclusions qui ne donnent aucun résultat satisfaisant au point de vue phylogénique, en même temps qu'elles se trouvent absolument contredites par l'ontogénie.

Du Protoxylème. — Depuis Russow, on distingue les premiers éléments du xylème sous le nom de *protoxylème*, et l'on applique ce nom aux premiers vaisseaux qui se montrent dans la disposition centrique, ainsi qu'aux premiers vaisseaux alternes de la racine et aux premiers vaisseaux superposés de la tige et de la feuille.

Par conséquent, sous le nom de protoxylème, on désigne des formations qui appartiennent à toutes les phases de l'évolution du xylème.

Si l'on considère, en particulier, les premiers vaisseaux alternes de la racine et qu'on les compare aux premiers vaisseaux de la tige, on constate, il est vrai, que les uns et les autres sont

pourvus des mêmes épaississements annelés et spiralés et que leur similitude est encore exagérée par le fait que les uns et les autres sont souvent disposés en file radiale, suivant l'ordre régulièrement croissant de leur diamètre. Il y a là une similitude apparente bien faite évidemment pour faire croire à des formations identiques. Aussi, malgré la disposition inverse de ces deux sortes de vaisseaux, les premiers observateurs n'hésitèrent pas à les regarder comme représentant une même formation. Pour expliquer la différence d'orientation, ils admirent d'emblée, avec Naegeli, que la formation centripète est une formation propre à la racine, tandis que la formation centrifuge est propre à la tige. C'était élever une barrière qui devait arrêter longtemps la marche de l'organographie.

Nous avons fait remarquer (1) que la structure des premiers vaisseaux est sous la dépendance des conditions physiologiques. Par conséquent, sous l'influence de conditions physiologiques semblables, les premiers vaisseaux, quoique correspondant à des phases différentes, sont susceptibles d'acquérir des caractères identiques.

Cela explique pourquoi les deux groupes de vaisseaux considérés sont revêtus de caractères identiques. Mais s'ils présentent une orientation inverse, c'est simplement parce qu'ils correspondent à deux phases différentes et non point parce que l'un appartient à la racine et l'autre à la tige.

D'ailleurs, parmi les vaisseaux ainsi susceptibles d'acquérir des épaississements annelés et spiralés qui sont l'apanage des premiers vaisseaux, il en est qui ont une origine plus récente encore que les précédents.

Souvent, en effet, on désigne sous le nom de protoxylème des vaisseaux superposés de la tige et de la feuille qui appartiennent même aux formations secondaires.

On ne saurait donc continuer à regarder comme également primitives des formations qui correspondent à des phases si différentes. Toutefois, en raison de l'utilité qu'il peut y avoir à distinguer des autres éléments du xylème les premiers vaisseaux différenciés, et le terme de protoxylème étant d'un emploi commode, nous le conserverons en convenant qu'il

(1) *Compt. Rend. Acad. des Sc.*, 14 janvier 1901.

désignera désormais les premiers vaisseaux, quelle que soit leur disposition. Seulement, afin de substituer à la confusion précédente une précision nécessaire, nous indiquerons, en même temps, cette disposition. Nous dirons donc, par exemple : *protoxylème centrique*; *protoxylème alterne*; *protoxylème superposé*; etc.

Du Métaxylème. — Le terme de *métaxylème* a été introduit par Van Tieghem (1) pour désigner dans la racine, des vaisseaux situés à côté des vaisseaux alternes, c'est-à-dire précisément les vaisseaux que nous appelons intermédiaires. Afin de bien indiquer que ces vaisseaux sont postérieurs aux vaisseaux alternes qui constituent le protoxylème, il appelait aussi ce métaxylème le second bois primaire.

Depuis lors, l'emploi du terme métaxylème est devenu très fréquent, et son application a été tellement généralisée qu'il a acquis un sens de moins en moins précis. Il y a lieu de répéter à son sujet ce qui a été dit à propos du protoxylème.

Cependant, s'il n'était plus défini par sa situation, comme dans le cas où il fut établi par Van Tieghem, il demeurait néanmoins convenu qu'il ne doit aussi s'appliquer qu'à des vaisseaux ayant une origine primaire.

Or, dans ces dernières années, certains auteurs, s'inspirant d'idées théoriques non justifiées, en ont fait une application inattendue. Professant que la structure de la feuille est le point de départ de la structure des autres parties de la plante, ces auteurs ont été amenés à faire entrer dans la structure de la feuille le métaxylème qui avait été distingué dans la racine. Obligés ensuite de retrouver, dans la feuille, successivement des vaisseaux de protoxylème, des vaisseaux de métaxylème et des vaisseaux secondaires, ils ont dû désigner comme métaxylème des vaisseaux qui, avec évidence, appartiennent aux formations secondaires.

Afin d'éviter pareille confusion, nous conviendrons d'appliquer le terme de métaxylème aux éléments du xylème qui succèdent au protoxylème, quelle que soit leur disposition, en ayant soin d'indiquer en même temps cette disposition. Nous

(1) Van Tieghem Ph., Sur le second bois primaire de la Racine. *Bull. Soc. Bot. de France*, t. XXXIV, p. 101, 1887.

dirons donc : *métaxylème centrique*; *métaxylème alterne*; etc.

Protophloème et Métaphloème. — On a aussi établi, dans le phloème, des distinctions qui correspondent à celles du xylème, sous les noms de *protophloème* et de *métaphloème*.

Ces distinctions sont encore plus arbitraires que les précédentes. En effet, les premiers éléments du xylème sont à peu près toujours reconnaissables, grâce à leurs épaississements annelés et spiralés ; tandis que les éléments du phloème, auxquels on a attribué le nom de protophloème, n'ont jamais été caractérisés de façon spéciale. Aussi, dans l'application, il arrive très souvent qu'on appelle protophloème des éléments qui non seulement correspondent à des phases différentes, mais qui ne sont même pas les premiers éléments du phloème considéré.

Cela a lieu surtout quand il s'agit de la tige et de la feuille des Phanérogames. Ainsi, dans la feuille du Sapin, on désigne comme protophloème des éléments criblés qui se montrent répartis en deux groupes, séparés par un espace médian plus ou moins large. Or, ce soi-disant protophloème est précédé par des éléments du phloème qui, dès le début du développement de cette feuille, sont disposés en un groupe unique et médian. Ces premiers éléments n'ayant pas été aperçus, parce qu'ils disparaissent après une existence très courte, le nom de protophloème, qui aurait dû leur être attribué, a été donné à ceux qui leur succèdent.

Nous pouvons même faire remarquer, ainsi que nous l'avons fait à propos du xylème, que beaucoup d'éléments désignés sous le nom de protophloème appartiennent en réalité aux formations secondaires.

En général, c'est-à-dire dans beaucoup de Cryptogames et dans la plupart des Angiospermes, on peut distinguer les premiers éléments du phloème aussi nettement que les premiers vaisseaux. Mais pour cela, il est nécessaire de les observer pendant l'époque où ils présentent leur maximum de différenciation (1). Pendant ce temps, qui est d'ailleurs souvent très court, les premiers tubes criblés sont caractérisés par l'aspect spécial que prend leur paroi sous l'influence des réactifs. Cet

(1) Chauveaud G., Sur l'évolution des tubes criblés primaires. *Compt. Rend. Acad. des Sc.*, t. CXXV, 1897.

aspect les rend tout à fait reconnaissables au milieu du tissu, encore à l'état de méristème, qui les entoure.

Chez les Gymnospermes, les premiers tubes criblés ordinaires sont précédés par des éléments moins différenciés, qui représentent un état plus primitif du phloème, et que, pour cette raison, nous avons désignés sous le nom de phloème précurseur (1). Les éléments du phloème précurseur offrent d'ailleurs divers degrés de différenciation qui permettent de passer, sans transition brusque, de la simple cellule de parenchyme au tube criblé le mieux différencié.

Enfin, dans d'autres plantes, telles que les Lycopodiacées, le phloème est formé d'éléments dont la faible différenciation ne paraît subir aucun changement bien marqué durant la vie entière de ces plantes. C'est donc d'après les seules comparaisons anatomiques que nous sommes conduit à regarder le phloème de ces végétaux comme représentant un état primitif correspondant au début du phloème précurseur des Gymnospermes, l'ontogénie ne nous ayant pas encore permis de distinguer dans leurs éléments successifs plusieurs degrés de différenciation.

Par conséquent, nous ne croyons pas que le terme de protophloème puisse être défini avec assez de rigueur pour être utilisé dans les comparaisons qu'on peut avoir à faire entre les divers groupes de plantes.

Actuellement, et en réservant le phloème des plantes sur lequel l'ontogénie n'a encore apporté aucune précision, nous admettons que la forme primitive du phloème est représentée par le phloème précurseur des Gymnospermes. Ce phloème précurseur nous conduit au phloème des autres plantes vasculaires, y compris les Cryptogames, telles que les Fougères, qui possèdent en général un phloème des mieux différenciés.

Les divers degrés de différenciation du phloème que nous venons de passer en revue brièvement sont liés à la constitution des éléments eux-mêmes, indépendamment de la disposition que ces éléments peuvent présenter.

En décrivant les différentes phases de l'évolution du système conducteur, nous avons fait remarquer que ces phases étaient

(1) CHAUVEAUD G., Rech. sur les tissus transitoires, *loc. cit.*

caractérisées chacune par une disposition spéciale des vaisseaux par rapport aux tubes criblés. Il suffira donc, pour désigner de quelle partie du phloème on parle, d'indiquer la phase à laquelle cette partie correspond.

Toutefois, nous ferons observer que les changements de position du phloème sont moins nombreux que ceux du xylème. Ainsi, dans les phases centrique et excentrique le phloème demeure disposé suivant une courbe fermée entourant le xylème, tandis que dans les phases ultérieures il est disposé suivant un ou plusieurs arcs de cercle d'étendue plus ou moins grande. En ce qui concerne la marche de sa différenciation elle demeure centripète durant le cours entier de l'évolution typique, sauf pendant la phase intermédiaire, où sa différenciation s'exagère d'ordinaire suivant la direction des derniers vaisseaux.

Si nous employons le terme de protophloème, nous l'appliquerons aux premiers éléments criblés différenciés, en indiquant en même temps la disposition à laquelle ils correspondent. Ainsi nous dirons *protophloème péricentrique*, *protophloème alterne*, etc.

Au sujet du *métaphloème*, nous aurions à répéter les mêmes critiques, ce terme ayant été appliqué, comme le terme de métaxylème, à des formations d'âge très différent. Si on l'emploie, il convient encore de l'appliquer aux éléments criblés qui suivent le protophloème, en indiquant la disposition à laquelle ces éléments criblés correspondent.

Des Pôles. — La notion de pôle, qui joue dans la théorie du faisceau un rôle important a été appliquée récemment à la construction de figures géométriques destinées à démontrer la rotation des faisceaux vasculaires, en même temps qu'à préciser le lieu de production des formations secondaires. Dans ces figures, les pôles criblés et vasculaires étaient symétriques et servaient de centres. Sans insister davantage sur l'existence purement hypothétique de cette rotation, nous ferons remarquer que la notion de pôle ne doit pas être appliquée sans réserve, même quand il s'agit de la portion vasculaire.

Par exemple, dans la feuille du Sapin dont nous avons déjà parlé, les vaisseaux sont d'abord groupés en un seul point, qui est le centre de développement du faisceau vasculaire. Ce sera

donc le pôle vasculaire. Par les progrès du développement, de nouveaux vaisseaux sont produits, mais les précédents disparaissent, et l'on a, dans la feuille adulte, deux groupes vasculaires distincts et séparés. On regarde d'ordinaire ces deux groupes comme deux faisceaux ayant chacun un pôle. On peut demander, dans ce cas, à quoi correspond la notion de pôle ainsi appliquée.

De même, dans les cotylédons d'un grand nombre de Phanérogames, on a, au début, un faisceau vasculaire médian alterne dont le centre de développement ou pôle est externe ou inférieur. Plus tard, quand le développement vasculaire est achevé et que la portion primitive du faisceau a disparu, il reste dans les cotylédons deux groupes vasculaires séparés à chacun desquels on attribuait un pôle interne ou supérieur.

Si la notion de pôle vasculaire comporte quelque réserve, la notion de pôle criblé en comporte davantage encore. En effet, dans les dispositions centrique et excentrique en particulier, les tubes criblés apparaissent suivant un cercle ou une courbe de forme quelconque. On ne saurait définir, dans ces cas, aucun centre de développement, par conséquent aucun des éléments criblés ne peut être désigné comme pôle criblé.

Endarche, Mésarche, Exarche. — Quand on considère, dans le faisceau vasculaire, la situation des premiers vaisseaux par rapport à ceux qui les suivent, on distingue trois manières d'être différentes auxquelles on applique des noms particuliers. Ainsi l'on dit que le faisceau vasculaire est *endarche* quand le protoxylème est interne, *exarche* quand le protoxylème est externe et *mésarche* quand il n'est ni interne ni externe (1). Le développement est centrifuge dans le faisceau endarche, centripète dans le faisceau exarche et mi-partie centrifuge mi-partie centripète dans le faisceau mésarche.

Ces expressions sont surtout utilisées en Paléobotanique où l'on est souvent obligé de ne tenir aucun compte des éléments criblés. Mais dans l'application, il ne faut pas leur accorder une valeur qu'elles ne comportent pas, en raison de la confusion qui peut en résulter.

(1) Williamson W. C., and Scott D. H., On Lyginodendron and Heterangium. *Ann. of Bot.*, vol. IX, p. 527, 1895.

Ainsi un faisceau vasculaire, dit endarche, peut correspondre soit à la première phase du premier cycle, soit à la phase superposée et appartenir au second cycle. Dans le premier cas, il est formé exclusivement d'éléments primaires. Dans le second cas, il est formé le plus souvent d'éléments secondaires.

Il nous suffit d'indiquer, par cet exemple, quelle confusion peut provoquer l'usage trop exclusif de ces termes.

TROISIÈME PARTIE

OBSERVATIONS NOUVELLES RELATIVES AU DÉVELOPPEMENT ONTOGÉNIQUE DE L'APPAREIL CONDUCTEUR

L'exposé théorique que nous avons fait, dans la deuxième partie de ce travail, découle des résultats obtenus dans les Notes précédemment publiées.

La troisième partie va être consacrée à la description des observations nouvelles qui viennent à l'appui de cet exposé. Ces observations sont encore relatives au développement ontogénique de l'appareil conducteur et elles ont été faites sur des plantes appartenant aux divers groupes que nous allons examiner successivement, en commençant d'abord par les Cryptogames.

CRYPTOGAMES VASCULAIRES

Comme exemple de Cryptogame vasculaire, nous allons prendre une Fougère, afin de montrer la marche du développement qui s'accompagne surtout, dans ces plantes, d'une complication progressive due à la multiplication des groupes vasculaires.

Pteris cretica. — Nous ne parlerons pas de la racine qui, dans cette espèce, ainsi que dans les autres plantes de ce groupe, présente toujours, au début, la disposition alterne, renvoyant le lecteur, pour cette étude, à l'un de nos précédents mémoires (1).

Le cotylédon présente à sa base la disposition centrique, c'est-à-dire que les premiers tubes criblés sont répartis en un cercle

(1) Chauveaud G., Recherches sur le mode de formation des tubes criblés dans la racine des Cryptogames vasculaires et des Gymnospermes (*Ann. des Sc. nat.*, VIIIe série, t. XVIII).

discontinu, au centre duquel se différencient deux à quatre vaisseaux.

Dans les feuilles qui suivent le cotylédon, la structure demeure encore centrique. Ainsi dans la troisième feuille, le groupe vasculaire (xc, fig. 103) est formé de trois vaisseaux qui occupent à peu près le centre du cercle formé par les éléments criblés (p, fig. 103).

Dans la quatrième feuille, le faisceau vasculaire comprend un plus grand nombre de vaisseaux qui se différencient

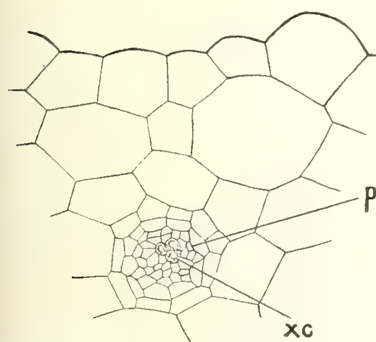


Fig. 103. — *Pteris cretica.* — Portion de coupe transversale du pétiole de la troisième feuille. — p, tubes criblés disposés en cercle ; xc, vaisseaux centriques.

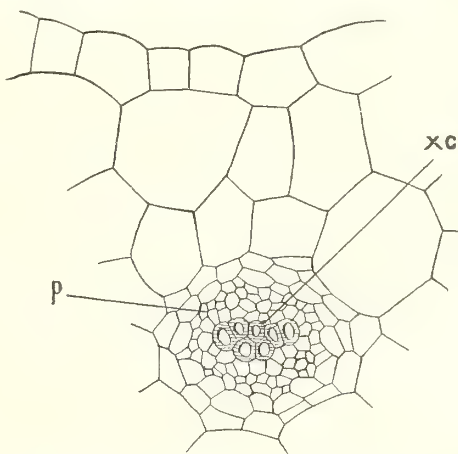


Fig. 104. — *P. cretica.* — Portion de coupe transversale du pétiole de la quatrième feuille. — xc, vaisseaux centriques suivis de vaisseaux localisés dans deux directions opposées.

suivant une bande transversale (xc, fig. 104). Mais la disposition est encore centrique.

Dans les feuilles qui viennent à la suite, les tubes criblés, au lieu d'être répartis suivant un cercle, sont répartis suivant une courbe à l'intérieur de laquelle les premiers vaisseaux se différencient en deux groupes assez éloignés l'un de l'autre, réalisant la disposition excentrique. Ensuite, les vaisseaux qui succèdent aux premiers se différencient en marchant à la rencontre les uns des autres, et constituent ensemble une longue bande arquée (xe, fig. 105). C'est la disposition excentrique qui demeure réalisée dans cette feuille, car les vaisseaux sont toujours entourés par les tubes criblés.

La feuille qui succède à la précédente nous montre un degré

de plus dans la complication des groupements vasculaires. L'excentricité est très accusée. En effet, les premiers vaisseaux (xe, fig. 106) se montrent en trois points très éloignés l'un de l'autre. Les vaisseaux qui se différencient ensuite à partir des premiers forment ensemble deux longues bandes qui dessinent un V à concavité tournée vers la face supérieure de la feuille.

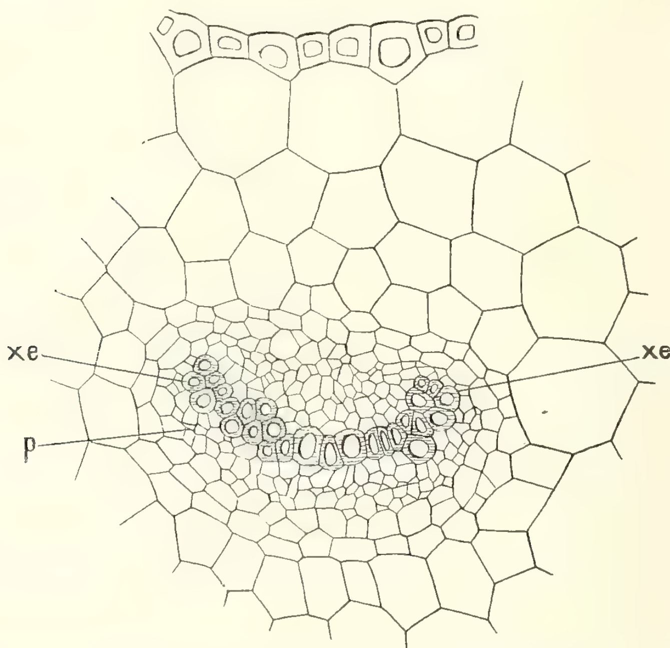


Fig. 105. — *P. cretica*. — Portion de coupe transversale du pétiole d'une feuille suivante. — p, tubes criblés répartis suivant une courbe un peu infléchie à sa partie supérieure; xe, vaisseaux excentriques, à partir desquels les vaisseaux suivants, se différenciant dans une seule direction, arrivent à la rencontre les uns des autres et forment ensemble une seule bande vasculaire arquée.

Si l'on suppose que le groupe vasculaire inférieur se partage en deux, on aura la disposition qui va être réalisée dans les feuilles ultérieures. Il y aura ainsi quatre groupes vasculaires qui constitueront, par suite de la production de nouveaux vaisseaux, une bande étroite mais très longue et contournée de façon caractéristique.

C'est toujours à la phase excentrique que correspondent ces formations vasculaires, qui demeurent entourées par les tubes criblés.

La courbe initiale suivant laquelle se différencient les premiers

tubes criblés présente, du côté supérieur de la feuille, une inflexion qui se montre de plus en plus profonde, de sorte que l'on arrive à avoir deux courbes criblées à côté l'une de l'autre et de forme semblable. A l'intérieur de chacune de ces courbes fermées, se montrent des vaisseaux excentriques comme précédemment.

D'ailleurs, on peut assister beaucoup plus tôt à l'apparition de faisceaux multiples, situés côte à côte dans la même feuille. Il suffit de suivre une des premières feuilles depuis sa base, que nous avons décrite, jusqu'à son sommet. On verra que le système conducteur, au voisinage du limbe, subit les mêmes modifications que nous venons d'indiquer en passant des premières feuilles aux feuilles ultérieures.

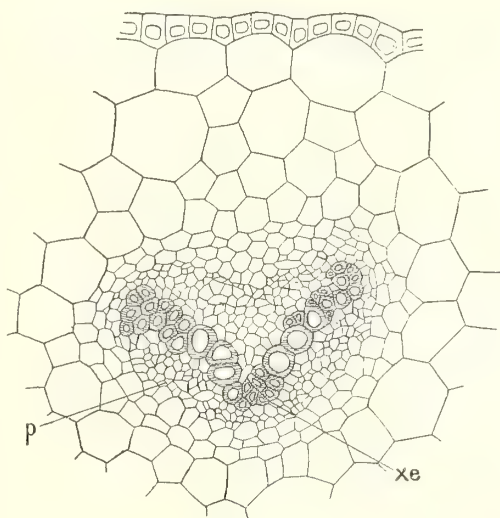


Fig. 106. — *P. cretica.* — Portion de coupe transversale du pétiole de la feuille qui suit la précédente (fig. 105). — p, tubes criblés répartis suivant une courbe ondulée ; xe, vaisseaux excentriques disposés au début en trois groupes (un groupe inférieur médian et deux groupes supérieurs latéraux).

La courbe formée par les premiers tubes criblés, qui est circulaire dans la plus grande partie du pétiole, présente vers le sommet de ce dernier une inflexion de plus en plus prononcée, de telle sorte, qu'à un certain niveau, l'inflexion produit, sur la ligne médiane, un étranglement de la courbe qui se montre formée d'une partie droite et d'une partie gauche encore réunies l'une à l'autre par la portion étranglée. A un niveau un peu plus élevé, l'étranglement est complet et l'on a deux courbes criblées séparées l'une de l'autre, par une bande médiane de conjonctif (fig. 107).

A l'intérieur de chaque courbe criblée se montrent deux groupes vasculaires (xe, fig. 107) fortement excentriques, qui

constituent, par les progrès du développement, une bande vasculaire complète.

Telle est la marche de l'évolution de l'appareil conducteur que l'on observe en suivant le développemont des feuilles successives de *Pteris cretica*. A partir de la douzième feuille, par exemple, la configuration de cet appareil dans le pétiole présente

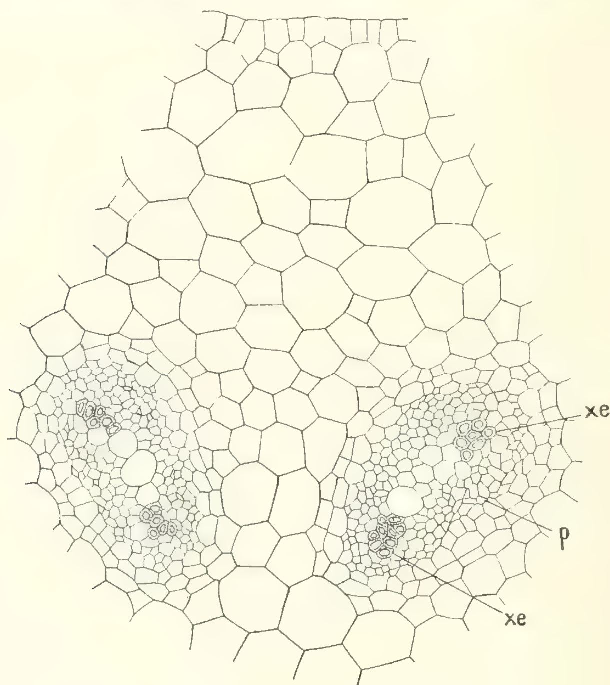


Fig. 107. — *P. cretica*. — Portion de coupe transversale du pétiole de la sixième feuille au voisinage du limbe. — État jeune. — p, tubes criblés répartis suivant deux courbes semblables ; xe, vaisseaux excentriques formant, dans chaque courbe criblée, deux groupes que les vaisseaux ultérieurs unissent l'un à l'autre en une seule bande vasculaire.

son aspect définitif et dans la bande vasculaire plus ou moins compliquée, ainsi produite, on peut toujours reconnaître les différents groupes excentriques du début. C'est ainsi que Bertrand retrouve, dans des formations vasculaires analogues, les unités auxquelles il donne le nom de divergeants.

En ce qui concerne la tige du *Pteris*, il convient de se reporter à ce que nous avons dit de la tige des Fougères dans nos septième et neuvième Notes. Au début, le système centrique du cotylédon est relié à l'une des moitiés du système alterne de la

première racine. Ensuite, le système conducteur de la seconde feuille est relié de la même manière à la seconde racine, pendant que l'autre moitié de l'appareil conducteur de cette seconde racine est reliée au pied.

Les systèmes conducteurs des feuilles suivantes sont reliés aussi aux formations précédentes, et comme ces systèmes offrent une complication croissante et que les systèmes voisins se fusionnent entre eux plus ou moins, il en résulte un enchevêtrement dans lequel il devient de moins en moins facile de reconnaître la portion vasculaire qui correspond à chaque feuille.

La structure de l'appareil conducteur dans le limbe de la feuille est le résultat d'une réduction de cet appareil tel qu'il existe dans le pétiole. Ainsi, dans le cotylédon ou dans la première feuille, par exemple, la portion criblée supérieure disparaît, la disposition opposée se trouve dès lors réalisée dans le limbe, puis le groupe vasculaire et l'autre portion criblée subissent une réduction progressive, à mesure qu'on se rapproche de l'extrémité des nervures.

La disposition demeure excentrique dans la tige ainsi que dans le pétiole de *Pteris cretica* et la disposition alterne n'est réalisée que dans la racine. Chez le *Polypodium vulgare*, la disposition alterne est réalisée aussi dans les feuilles ultérieures ainsi que dans la tige, mais dans le groupe des Fougères, l'évolution ne se poursuit pas davantage et demeure limitée au premier cycle.

Pour voir apparaître les phases suivantes, il faut s'adresser à d'autres groupes. On peut observer le second cycle chez un certain nombre de Cryptogames qui possèdent même des formations secondaires abondantes, mais afin de suivre le développement pendant le premier âge, nous nous adresserons à des espèces vivantes qui se prêtent beaucoup mieux que les espèces fossiles à l'observation des différents stades. C'est pourquoi nous allons emprunter les exemples que nous devons étudier à l'embranchement des Phanérogames, en examinant successivement les Gymnospermes, les Dicotylédones et les Monocotylédones. Chez ces plantes, ainsi que nous l'avons vu dans notre exposé théorique, le second cycle de l'évolution est seul repré-

senté, par conséquent la première phase que nous allons observer est la phase alterne.

PHANÉROGAMES

Gymnospermes. — Pinées.

Dans le groupe des Gymnospermes, nous choisirons comme exemple le Pin sylvestre (*Pinus sylvestris*) parce que cette espèce offre dans son développement une moindre accélération qui se traduit par la persistance de la disposition alterne jusque dans ses cotylédons.

Dans sa radicule, le nombre des faisceaux est variable. Il y a tantôt trois, tantôt quatre faisceaux criblés alternant avec autant de faisceaux vasculaires.

Au début de la radicule ou au voisinage de son sommet on voit le phloème se différencier en premier lieu. Un certain nombre de cellules (po, fig. 108) s'allongent plus que les autres en forme de tubes, tout en présentant un diamètre assez grand, de sorte que, sur les coupes transversales observées directement, elles forment ensemble autant d'îlots de forme elliptique qu'il doit y avoir de faisceaux criblés. Ces cellules, en effet, représentent le premier degré de différenciation du phloème. Ce sont les éléments que nous avons appelés *tubes précurseurs*, dont la présence caractérise, chez toutes les Gymnospermes, le début du développement de l'appareil conducteur.

En raison de leur différenciation faible et progressive, il est difficile, sur les coupes transversales, de tracer une limite entre ces tubes et les cellules du péricycle. Cela explique en partie pourquoi les auteurs, qui sont si facilement d'accord quand il s'agit du péricycle de la racine des autres plantes, se trouvent si souvent en désaccord en ce qui concerne l'épaisseur du péricycle des Gymnospermes. En général, dans cette espèce, les tubes précurseurs sont séparés de l'endoderme par deux assises péricycliques et sont eux-mêmes répartis dans chaque faisceau en deux ou trois assises irrégulières.

Au contact de ces éléments, on trouve d'autres cellules (t, fig. 108) très allongées aussi, dans le sens de l'axe, qui se

distinguent des précédentes par leur contenu de couleur plus sombre, qui brunit, en outre, par la potasse ou la solution ammoniacale. Ces cellules, en nombre variable, souvent deux, trois ou quatre par faisceau, sont d'ordinaire intercalées

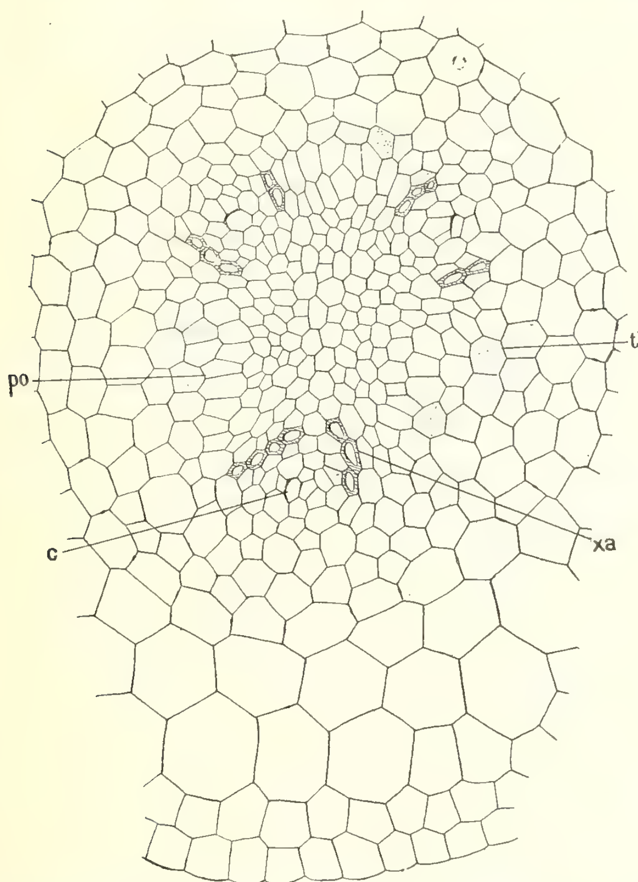


Fig. 108. — *Pinus sylvestris.* — Portion de coupe transversale de la radicule. — t, tube sécréteur ; po, phloème précurseur ; c, canal sécréteur ; xa, vaisseaux alternes primitifs.

irrégulièrement, c'est-à-dire plus ou moins espacées, entre les tubes précurseurs externes. Plus rarement, on constate la présence d'une de ces cellules entre les tubes précurseurs internes. Ces cellules représentent, dans la radicule, l'appareil sécréteur qui existe aussi chez toutes les Gymnospermes (1). Sur les coupes

(1) Chauveaud, L'appareil secréteur de l'If (*Taxus*), (*Bull. du Mus. d'Hist. Nat.*, 1903).

transversales les cellules sécrétrices passent facilement inaperçues parce qu'elles ne présentent aucune différenciation spéciale de leur paroi.

En même temps, se montre un canal sécréteur (c, fig. 108) anciennement connu, celui-là, qui est situé en alternance avec les groupes de phloème précurseur et séparé de l'endoderme par quatre à cinq assises de cellules.

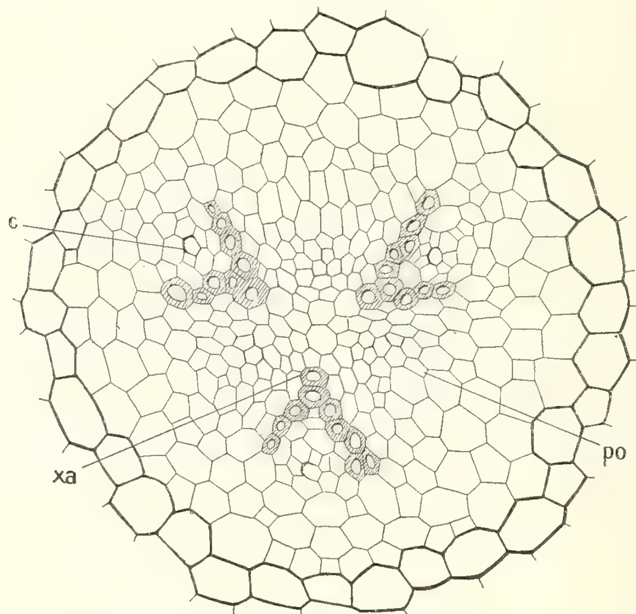


Fig. 109. — *Pinus sylvestris.* — Portion de coupe transversale de la radicule. — État un peu plus âgé que le précédent (fig. 108). — xa, nouveaux vaisseaux alternes ; po, phloème précurseur ; c, canal sécréteur.

Un peu plus tard, les premiers vaisseaux (xa, fig. 108) se différencient. Ces vaisseaux se trouvent en alternance avec les groupes de phloème et entourent, sauf vers l'extérieur, le canal sécréteur dont ils sont séparés par une ou plusieurs cellules. Il en résulte que les premiers vaisseaux sont groupés sous la forme d'un V à pointe dirigée vers le centre de la radicule, dans la concavité duquel est logé le canal sécréteur. C'est là un aspect spécial du faisceau vasculaire, qui se trouve ainsi bifurqué à son origine, mais cette bifurcation est causée, semble-t-il, par la préexistence du canal sécréteur. D'ailleurs, ce canal sécréteur paraît lié étroitement au faisceau vasculaire alterne.

puisqu'il existe seulement là où le faisceau est représenté, tandis qu'il disparaît là où le faisceau cesse de se montrer. C'est ainsi que nous aurons à constater sa présence dans toute la hauteur de l'hypocotyle et même dans la portion basilaire des cotylédons (c, fig. 110). D'autres vaisseaux alternes se différencient à la suite des précédents en direction centripète (xa, fig. 109).

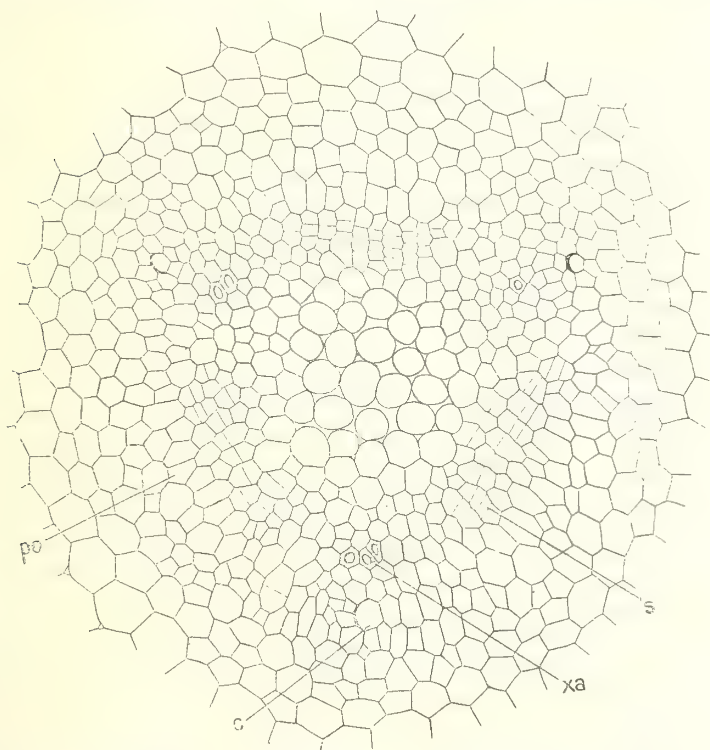


Fig. 110. — *Pinus sylvestris*. — Portion de coupe transversale de l'hypocotyle, faite dans sa partie supérieure. — c, canal sécréteur ; po, phloème précurseur ; xa, vaisseaux alternes ; s, cloisonnements secondaires témoignant de l'existence de l'accélération basifuge.

Ensuite, les tubes criblés proprement dits se différencient en dedans des tubes précurseurs. Les premiers tubes criblés présentent donc leur maximum de différenciation après la lignification des premiers vaisseaux, ce qui est encore une particularité propre aux Gymnospermes (1).

(1) Chauveaud, Recherches sur les tissus transitoires du corps végétatif des plantes vasculaires (*Ann. des Sc. Nat.*, IX[e] série, t. XII, p. 15).

Telle est la disposition que présente dans la radicule l'appareil conducteur, pendant la première phase de son développement.

L'exemplaire, choisi pour la présente description, présente six cotylédons et sa radicule possède trois faisceaux vasculaires disposés en alternance, ainsi que nous venons de l'indiquer.

Ces deux sortes de faisceaux sont continués de la radicule dans toute la hauteur de l'hypocotyle (fig. 110) et même jusque dans les cotylédons, mais à mesure qu'on s'élève ils offrent certaines modifications dues à l'accélération basifuge. En particulier, les premiers vaisseaux alternes qui entourent latéralement le canal sécréteur sont moins bien développés dans la portion basilaire de la radicule; ils sont moins développés encore dans la portion basilaire de l'hypocotyle et, au-dessus de cette région, ils font complètement défaut.

Dans la base des cotylédons, les faisceaux vasculaires alternes ne sont plus représentés que par leur portion interne seulement (xa, fig. 111). Mais ces faisceaux ne présentent dans leur parcours ni dédoublement ni mouvement de rotation.

En ce qui concerne le phloème, l'accélération se manifeste surtout par la formation d'éléments nouveaux dus à des cloisonnements très précoces que leur situation et leur orientation régulière font reconnaître aisément pour des cloisonnements secondaires.

En comparant la figure qui représente la coupe tranversale de la portion supérieure de l'hypocotyle (fig. 110), avec la figure qui reproduit une coupe transversale de la radicule d'une plantule plus âgée, on peut constater facilement l'accélération que je signale, car cette dernière coupe ne présente encore aucune trace de ces cloisonnements secondaires.

A la base du cotylédon, nous trouvons sur la ligne médiane le canal sécréteur (c, fig. 111), continuation directe du canal sécréteur de la radicule. En dedans de ce canal, quelques vaisseaux médians (xa, fig. 111) représentent ce qui subsiste du faisceau vasculaire alterne. A droite et à gauche du canal sécréteur, chaque groupe criblé est composé, vers l'extérieur, de tubes précurseurs (po, fig. 111) en dedans desquels sont des tubes criblés (p, fig. 111), eux-mêmes bien différenciés.

La disposition primitive représentée encore par quelques

vaisseaux alternes ne se montre d'ailleurs que sur une petite longueur de la portion basilaire du cotylédon. A peu de distance de sa base, les vaisseaux alternes ne sont plus du tout représentés, et il en est de même du canal sécréteur.

A partir du niveau où ce canal fait défaut, l'écart entre les deux groupes de phloème diminue progressivement et, à une faible distance au-dessus de ce niveau, ces deux groupes paraissent réunis sur la ligne médiane, donnant l'apparence d'un groupe unique, qui désormais occupe la région médiane du cotylédon

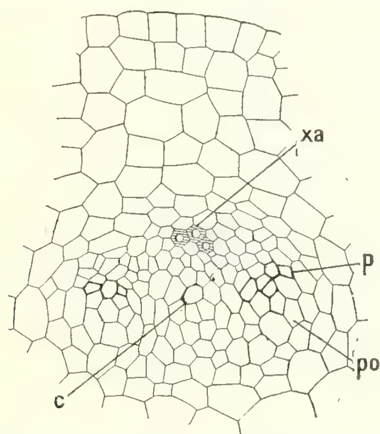


Fig. 111. — *Pinus sylvestris.* — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon. — État jeune. — c, canal sécréteur ; po, phloème précurseur ; p, phloème primaire ; xa, vaisseau alterne.

jusqu'au voisinage de son sommet. A partir de ce point aussi, les premiers vaisseaux différenciés sont des vaisseaux superposés, les vaisseaux correspondant aux phases précédentes n'étant plus représentés.

Il suffit donc de se déplacer en allant de la base du cotylédon du *Pinus sylvestris* vers son sommet, pour passer de la disposition alterne à la disposition superposée. Ce passage, réalisé par la double suppression des vaisseaux alternes et du canal sécréteur, a lieu de façon si rapide que son interprétation en est rendue moins évidente. Mais si l'on veut suivre ce passage dans les points où il s'effectue avec plus de lenteur, c'est-à-dire à un niveau moins éloigné de la radicule, on pourra en observer les diverses phases et par suite on en saisira mieux la signification.

Revenons, par exemple, à la base du cotylédon (fig. 111) et

suivons sur des coupes menées au même niveau, dans des plantules de plus en plus âgées, la marche du développement. Nous constaterons que des vaisseaux intermédiaires se différencient à la suite des premiers, de chaque côté de la ligne médiane (xi, fig. 112). Ensuite, des vaisseaux superposés (xs, fig. 112) s'ajoutent aux précédents.

Pendant ce temps, les faisceaux alternes entrent en voie de

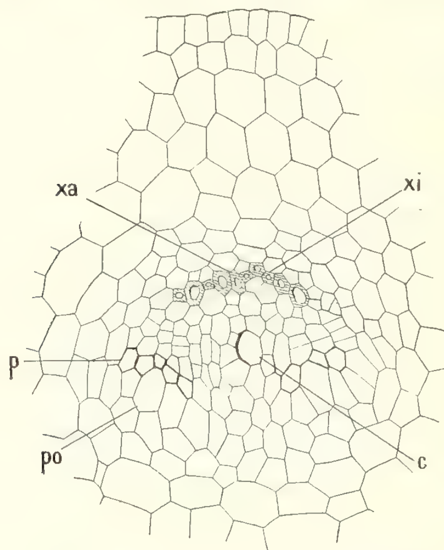


Fig. 112. — *Pinus sylvestris*. — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon. — État plus âgé que le précédent (fig. 111). — c, canal sécréteur ; po, phloème précurseur : p, phloème primaire ; xa, vaisseau alterne ; xi, vaisseaux intermédiaires.

résorption, puis disparaissent, de sorte qu'alors la disposition alterne n'existe plus. Bientôt après, les vaisseaux intermédiaires entrent à leur tour en voie de résorption et disparaissent de même (xi, fig. 113), la place de tous les vaisseaux disparus étant occupée peu à peu par les éléments voisins demeurés à l'état de conjonctif.

A partir de ce moment, il ne reste plus que des vaisseaux superposés. Ces vaisseaux superposés, répartis en deux groupes séparés l'un de l'autre par ces éléments du conjonctif, constituent avec les deux groupes de phloème deux faisceaux cribrovasculaires en apparence séparés. Les éléments du phloème différenciés en premier lieu sont résorbés comme les premiers

vaisseaux, mais le canal sécréteur demeure d'ordinaire distinct quoiqu'il puisse paraître plus ou moins atrophié (c, fig. 113).

Ainsi, à la base du cotylédon, on observe d'abord la disposition alterne (xa, fig. 111), puis cette disposition est détruite et la disposition intermédiaire lui succède. La disposition intermédiaire étant détruite à son tour, c'est la disposition superposée qui lui fait suite, et cette disposition (fig. 113) persiste désormais quel que soit le nombre des vaisseaux superposés

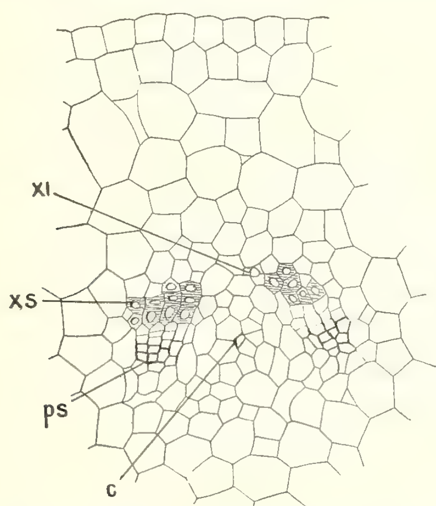


Fig. 113. — État plus âgé encore que le précédent (fig. 112). — c, canal sécréteur atrophié ; ps, phloème secondaire ; xi, vestiges des vaisseaux intermédiaires ; xs, xylème secondaire.

qui puissent disparaitre, parce que tous les nouveaux vaisseaux qui naissent dans la suite sont des vaisseaux superposés.

La succession de ces diverses dispositions, déjà très nette à la base du cotylédon, est de plus en plus nette à mesure qu'on l'observe de plus en plus près de la base de la radicule, parce qu'elle s'accomplit avec une lenteur de plus en plus grande.

Au contraire, à mesure qu'on s'élève à partir de la base du cotylédon vers son sommet, la succesion des diverses phases du développement étant de plus en plus rapide, la durée de chacune des dispositions qui leur correspondent est de plus en plus courte. Aussi la phase alterne, qui n'est représentée à la base du cotylédon que par quelques vaisseaux, n'est plus du tout représentée à partir d'une faible distance de cette base ; de

même, la phase intermédiaire se trouve supprimée à son tour, et c'est la phase superposée qui apparaît la première. On peut donc passer de la disposition alterne à la disposition superposée de deux manières très distinctes :

1° Par la suppression des phases alterne et intermédiaire. C'est ce qui a lieu quand on se déplace de la base du cotylédon vers son extrémité.

2° Par la disparition des dispositions alterne et intermédiaire, ce qui a lieu quand on examine des plantules de plus en plus âgées à un même niveau, au-dessous de la base des cotylédons, là où les éléments conducteurs transitoires eux-mêmes disparaissent.

Dans ce dernier cas, les premières phases n'ont pas été supprimées, mais quand les vaisseaux qui leur correspondent ont disparu, c'est comme si elles-mêmes avaient été supprimées. Pour l'observateur non prévenu le résultat paraît identique.

Au contraire, l'observateur averti reconnaît l'existence de ces phases quelle que soit leur brièveté ; quand, finalement, elles sont supprimées, il interprète cette suppression comme le cas limite de leur disparition.

En résumé, pour bien comprendre la seconde manière, il suffit de l'observer à la base de l'hypocotyle, c'est-à-dire au niveau où les premières phases sont largement développées, parce que les dispositions qui leur correspondent sont représentées par de nombreux vaisseaux dont la disparition est facile à constater. Plus haut, la disparition est de moins en moins facile à constater puisque le nombre des vaisseaux résorbés est de moins en moins grand, et il arrive même que la disposition alterne n'est plus représentée par aucun vaisseau. Dans ce cas limite, il n'y a aucune disparition de vaisseaux, il y a simplement suppression de la première phase. Puis, c'est la disposition intermédiaire qui arrive à n'être représentée par aucun vaisseau, la phase intermédiaire se trouvant à son tour supprimée.

Cette seconde manière, bien comprise et suivie dans sa marche progressivement décroissante, permet de bien comprendre la première manière et de lui donner l'interprétation qui lui convient.

Dans l'hypocotyle, l'accélération est moins grande que dans le cotylédon et se montre d'autant moins grande qu'on descend davantage vers la radicule. Mais dans la région supérieure, elle est très marquée et elle se traduit par la multiplication des cloisons secondaires qui se forment en dedans des faisceaux

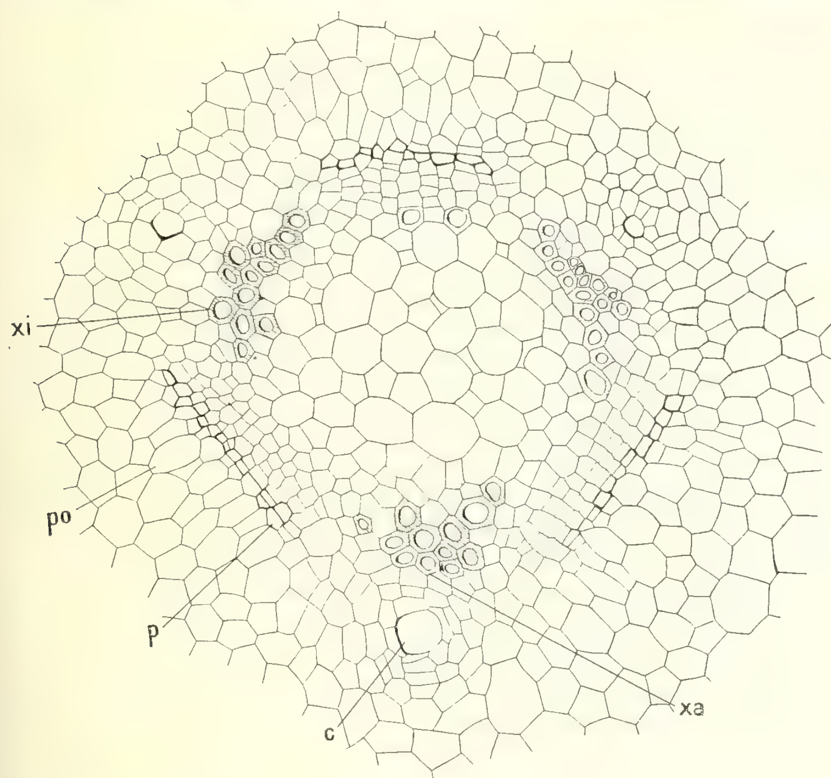


Fig. 114. — *P. sylvestris*. — Portion de coupe transversale de l'hypocotyle. — État plus âgé que celui représenté (fig. 110). — c, canal sécréteur; po, phloème précurseur ; p, phloème primaire ; xa, xylème alterne ; xi, xylème intermédiaire. — A la partie supérieure de la figure, on voit déjà deux vaisseaux superposés.

criblés et par la différenciation de nouveaux tubes criblés et des vaisseaux intermédiaires (xi, fig. 114). Les vaisseaux superposés (xs, fig. 114) se montrent même au sommet, dès le début, et leur différenciation en direction centrifuge se poursuit désormais avec activité.

Pendant que les faisceaux s'épaississent par la formation d'éléments secondaires, les éléments primitifs entrent en voie de régression, comme dans les cotylédons. Les vaisseaux alternes

(xa, fig. 114) sont résorbés et disparaissent entièrement, leur place étant, comme d'ordinaire, occupée peu à peu par le conjonctif voisin (fig. 115). On arrive à avoir, sur les coupes de cette portion supérieure de l'hypocotyle, trois massifs cribro-vasculaires correspondant aux trois faisceaux criblés primitifs, séparés l'un de l'autre par une bande de conjonctif dans laquelle

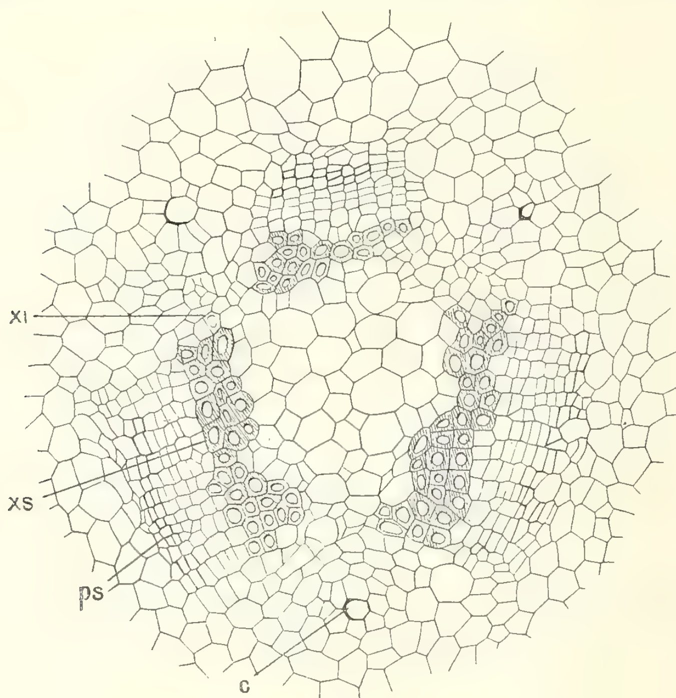


Fig. 115. — *P. sylvestris.* — État encore plus âgé que le précédent (fig. 114). — ps, phloème secondaire ; xs, xylème secondaire ; xi, vestige du xylème intermédiaire. Le xylème primaire a complètement disparu.

se voit le canal sécréteur (c, fig. 115), qui persiste plus longtemps que la portion alterne du faisceau vasculaire.

En résumé, dans le Pin sylvestre, la structure primitive de l'appareil conducteur, caractérisée par l'alternance des faisceaux criblés et vasculaires, se montre, au début, dans tout l'hypocotyle et dans la base des cotylédons ; puis, la structure primitive disparaît, remplacée par la structure intermédiaire ; enfin les vaisseaux intermédiaires étant résorbés à leur tour, c'est la disposition superposée qui seule subsiste et qui subsistera

désormais quel que soit le nombre des vaisseaux résorbés, puisque les nouveaux vaisseaux sont tous superposés.

Nous en aurions fini, par conséquent, avec l'étude du Pin sylvestre, si une particularité spéciale ne nous fournissait l'occasion de présenter encore quelques remarques des plus intéressantes.

Nous avons dit que le type choisi, pour notre étude, possédait six cotylédons. Comme il ne possédait, d'autre part, que trois faisceaux vasculaires dans sa radicule et que nous avons suivi ces faisceaux jusque dans la base des cotylédons sans constater ni rotation ni dédoublement, il nous faut expliquer maintenant que ce que nous avons dit s'applique seulement aux trois cotylédons insérés exactement vis-à-vis des trois faisceaux vasculaires primitifs, les trois autres cotylédons qui alternent régulièrement avec les premiers devant être étudiés à part.

Considérons la partie tout à fait supérieure de l'hypocotyle de notre plus jeune plantule. Nous avons trois larges faisceaux criblés alternes avec trois faisceaux vasculaires primitifs de part et d'autre desquels se montrent des vaisseaux intermédiaires et même déjà quelques vaisseaux superposés. Chacun des trois cotylédons déjà étudiés montre à sa base un faisceau vasculaire primitif, continuation directe de l'un des trois faisceaux de l'hypocotyle, et deux groupes criblés dont chacun est la continuation de la portion latérale d'un large faisceau criblé.

Chacun des trois autres cotylédons intercalaires, inséré vis-à-vis de chacun des faisceaux criblés, montre à sa base un seul groupe criblé médian qui est la continuation directe de la portion médiane d'un large faisceau criblé de l'hypocotyle. En dessus de ce groupe criblé, se montrent quelques vaisseaux superposés qui sont la continuation des vaisseaux superposés apparus au sommet de l'hypocotyle.

Ainsi, ces derniers cotylédons ont, dès leur base, la disposition superposée, qui se maintient, bien entendu, jusqu'à leur extrémité. Nous retrouvons donc ici ce que nous avons déjà signalé, dans la sixième Note, chez *P. maritima*, c'est-à-dire une structure différente pour les cotylédons d'une même plantule.

Les uns ont, à leur base, un canal sécréteur et un faisceau vasculaire alterne avec deux groupes criblés (fig. 111). Les autres

n'ont pas de canal sécréteur ni de faisceau vasculaire alterne, mais un faisceau superposé unique et médian (xa, fig. 116). En ce qui concerne le phloème, ces derniers cotylédons présentent une disposition aussi primitive que les autres, puisque leur phloème est la continuation de la partie moyenne du faisceau criblé primitif, dont les parties latérales sont continuées dans les premiers cotylédons.

Mais en ce qui concerne le xylème, ces derniers cotylédons offrent une disposition moins primitive. Sous ce rapport, on

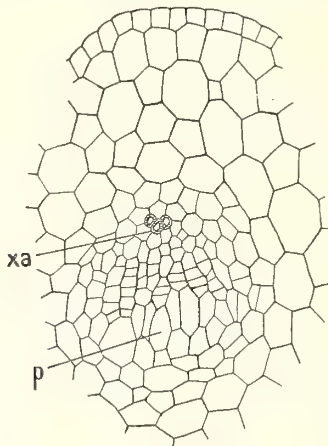


Fig. 116. — *P. sylvestris.* — Portion de coupe transversale de la base d'un cotylédon intercalaire. — p, phloème précurseur ; xa, xylème superposé.

peut les considérer comme de formation plus récente que les premiers. En effet, les premiers seuls ont conservé l'empreinte de l'organisation primitive qui existe dans la radicule et qui est caractérisée par la double présence du canal sécréteur et du faisceau vasculaire alterne.

L'exemplaire que nous venons de décrire possédait trois faisceaux vasculaires dans sa radicule et avait six cotylédons insérés symétriquement par rapport à ces faisceaux primitifs. Cette espèce présente des variations assez grandes qui dépendent soit du nombre des faisceaux radiculaires, soit du nombre des cotylédons, soit de la situation des cotylédons par rapport aux faisceaux radiculaires.

Parfois certains exemplaires, ayant six cotylédons et trois aisceaux vasculaires dans leur radicule, ont un de leurs coty-

lédons dont le plan médian ne coïncide pas exactement avec le plan qui contient le faisceau vasculaire alterne. Dans ces cas, le faisceau alterne (xa, fig. 117) ainsi que le canal sécréteur (c, fig. 117) peut encore se continuer dans la base de ce cotylédon, mais il n'en occupe pas la ligne médiane et l'un des groupes criblés (p, fig. 117) est plus large que l'autre. Par suite, les deux groupes cribro-vasculaires qui en résulteront plus tard seront de taille inégale. Quand l'écart entre les deux plans

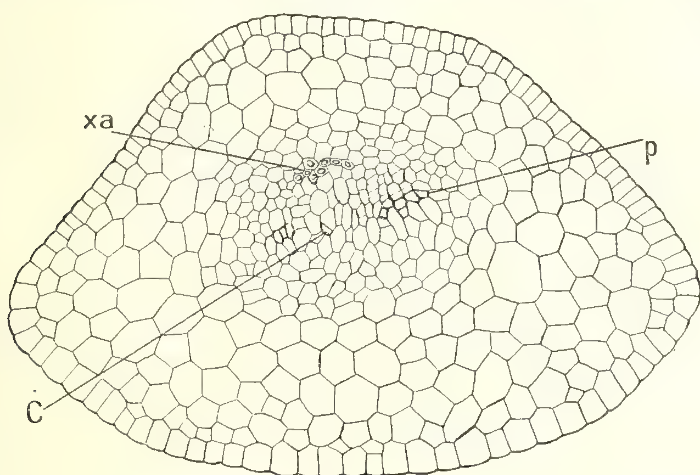


Fig. 117. — *P. sylvestris.* — Coupe transversale de la base d'un cotylédon inséré asymétriquement par rapport au faisceau vasculaire primitif. — c, canal sécréteur situé à côté du plan médian ; p, groupe de phloème plus développé que l'autre ; xa, vaisseaux alternes et vaisseaux intermédiaires.

indiqués ci-dessus est plus grand, le faisceau vasculaire alterne et le canal sécréteur ne se continuent pas dans la base de ce cotylédon qui présente seulement la disposition superposée.

Souvent il existe quatre faisceaux radiculaires et six cotylédons, qui ont alors la structure suivante. Vers le sommet de l'hypocotyle, trois des faisceaux vasculaires alternes, plus rapprochés l'un de l'autre que du quatrième, sont continués directement dans chacun des trois cotylédons voisins, dont l'insertion par rapport à eux se trouve symétrique. Le quatrième faisceau vasculaire alterne est continué directement aussi dans un quatrièm cotylédon inséré exactement en face de lui, tandis que le cinquième et le sixième cotylédons, situés l'un à droite, l'autre à gauche de ce quatrième, reçoivent la continua-

tion directe de la portion médiane d'un faisceau criblé radiculaire, en dedans de laquelle se sont déjà différenciés des vaisseaux superposés. Nous avons alors une répartition asymétrique. D'un côté, trois cotylédons à structure alterne à la base ; de l'autre côté, un seul cotylédon à structure alterne et deux autres à structure superposée. Les cotylédons qui présentent la structure alterne possèdent également un canal sécréteur.

Quand le nombre des cotylédons est inférieur à six, la répartition des cotylédons à structure alterne est différente. Quel que soit le nombre des cotylédons, il arrive fréquemment que ceux qui possèdent la structure alterne sont moins nombreux que les autres. D'ailleurs, les divers cas qui peuvent se présenter n'étant pas susceptibles d'une description générale, en raison de l'inconstance observée, il n'y a pas lieu d'insister davantage sur ce point. Il suffit d'être mis en garde contre une interprétation trop hâtive.

Dans le *Pinus sylvestris* la structure primitive de l'appareil conducteur, caractérisée par la présence de vaisseaux alternes, s'observe donc dans l'hypocotyle et même dans la base de certains cotylédons. Elle demeure longtemps indiquée grâce au canal sécréteur qui subsiste d'ordinaire tant que dure le cotylédon.

En ce qui concerne la structure primitive spéciale aux Gymnospermes, c'est-à-dire la formation de phloème précurseur, on l'observe également dans l'hypocotyle et dans tous les cotylédons, où elle est encore visible souvent après leur épanouissement. Mais au-dessus, on ne retrouve plus le phloème précurseur, pas plus qu'on ne retrouve les vaisseaux alternes. Au contraire, le phloème précurseur est représenté dans toutes les ramifications issues de la radicule et il demeure lié étroitement à la disposition alterne.

L'étude que nous venons de terminer fournit un nouvel exemple de l'inégalité de structure que les cotylédons d'une Conifère peuvent présenter, bien que, par leur insertion, ils semblent faire partie du même verticille. Cette différence de structure s'explique, quand on suit la marche du développement, par la persistance de la disposition primitive dans la base des

cotylédons qui correspondent aux faisceaux vasculaires de la radicule. Mais si l'on considère une marche inverse, comme le font les auteurs qui demandent que la nomenclature anatomique soit établie d'après la structure de la feuille, telle qu'elle existe chez les Conifères, puis appliquée ensuite aux autres parties de la plante, cette différence de structure est difficile à expliquer. En effet, on ne voit guère pourquoi certains cotylédons subiraient ainsi l'influence de la racine, au point d'acquérir sa propre structure, alors que d'autres possèdent une structure différente.

GINKGACÉES. — *Ginkgo biloba.* — Cette plante a été l'objet de recherches nombreuses, surtout depuis que son appareil reproducteur a montré son caractère primitif. On a cherché à retrouver la marque de ce caractère primitif dans les autres parties de son organisation, en particulier dans son appareil conducteur. Ces recherches, guidées en général par des idées théoriques, n'ont pas donné de résultats comparables à ceux obtenus par le savant Japonais avec l'appareil reproducteur.

Bien plus, ces résultats sont si peu concordants qu'il est assez difficile d'avoir une opinion précise sur le système vasculaire du *Ginkgo*, d'après les différents observateurs dont nous allons présenter les conclusions essentielles.

Worsdell (1) décrit, à l'extrémité des cotylédons, des vaisseaux qu'il compare aux vaisseaux connus, dans les feuilles de Cycas, sous le nom de vaisseaux contripètes.

Seward et Gowan (2) trouvent que ces vaisseaux sont très peu développés.

Bernard (3) pense que les auteurs précédents ont pris, pour les représentants du bois centripète, de simples fibres situées en dedans du protoxylème.

A. Sprecher (4), qui a consacré une monographie à cette espèce, partage l'avis de Bernard en admettant que le tissu de

(1) WORSDELL W. C., On the origin of « Transfusion tissue » in the Leaves of Gymnospermous Plants. *Journal of the Linnean Soc.*, vol. XXXIII, p. 118, 1897.

(2) SEWARD et MISS GOWAN, The Maidenhair-tree (*Ginkgo biloba L.*). *Ann. of. Bot.*, vol. XIV.

(3) BERNARD C., Le bois centripète dans les feuilles des Conifères. *Beit. zum Bot. Centralbl*, Bd. XVII. Heft 2.

(4) SPRECHER ANDREAS, Le Ginkgo biloba. *Travaux de l'Institut botanique*, Genève, VIIe série, Xe fasc., 1907.

transfusion et le bois contripète de Worsdell sont une seule et même formation ligneuse. Mais il s'élève contre l'assimilation faite par Bernard au sujet des faisceaux du *Ginkgo* et du *Cycas*. Pour Sprecher, le faisceau foliaire du *Cycas* est exactement l'inverse du faisceau du *Ginkgo*. « Là, dit-il, on a un bloc de métaxylème centripète, ici un bloc de métaxylème centrifuge ; là on a un divergeant de métaxylème centrifuge, ici un divergeant de métaxylème centripète. »

On voit, par ces citations, combien est grand le désaccord qui persiste entre les différents auteurs au sujet de ces formations.

En ce qui concerne la manière dont s'effectue le passage de la racine à la tige, nous avons les explications fournies par Lyon Harold (1), accompagnées d'un certain nombre de diagrammes.

D'après Lyon Harold, la torsion des faisceaux vasculaires de la radicule se continue jusque dans les cotylédons, et c'est seulement là que le protoxylème finit par se trouver à l'intérieur du métaxylème.

Selon Sprecher, la description de Lyon Harold est exacte, mais il estime qu'il est difficile de se rendre compte de la marche exacte de ce mouvement, car au collet, les faisceaux se mélangent parfois à tel point qu'il est impossible de reconnaître les différents groupes. Il a pu suivre le parcours des six faisceaux le long du collet jusque dans la tigelle, mais sans avoir pu constater une délimitation exacte du protoxylème et du métaxylème ; il arrive même, ajoute-t-il, que le premier fait défaut ou est mélangé au second.

En réalité, l'évolution de l'appareil conducteur se fait dans le *Ginkgo* suivant le mode général que nous avons tant de fois décrit. Mais, contrairement à ce que l'on pouvait supposer, elle présente une accélération assez grande. Cela montre, une fois encore, que le caractère primitif de l'appareil conducteur peut être masqué par diverses causes, en particulier par le grand nombre des éléments dont se compose l'embryon. En outre, l'appareil conducteur peut offrir certains caractères pri-

(1) Lyon Harold, The embryogeny of Ginkgo, 1904.

mitifs, homogénéité du xylème, par exemple, et cependant présenter une évolution rapide, celle-ci se montrant subordonnée à l'existence des formations secondaires.

Or, nous savons, par l'exemple de beaucoup de formes fossiles (*Lepidodendrons*, *Lyginodendrons*, *Calamodendrons*, etc.), que l'abondance des formations secondaires s'observe chez des plantes qui, par d'autres traits de leur organisation, appartiennent à des groupes primitifs. Le *Ginkgo* offre un exemple à ajouter aux précédents, et il en est de même du *Cycas*, ainsi que nous le verrons bientôt.

La précocité des formations secondaires, qui rend plus difficile à saisir les premières phases de l'évolution, se manifeste de façon particulière chez le *Ginkgo*, puisque, dès les premiers jours de la germination, ces formations apparaissent déjà dans l'hypocotyle. Cela suffit à nous expliquer pourquoi les premières phases ont une durée très courte et sont par suite peu aisées à mettre en évidence.

Dans le nombre assez grand des plantules de cette espèce que nous avons examinées, nous avons choisi un exemplaire qui présentait un cas des plus favorables à notre étude. Cet exemplaire était pourvu de trois cotylédons, ce qui est un fait assez fréquent dans cette espèce, mais, en outre, l'un de ces cotylédons présentait, dans l'évolution de son système conducteur, une accélération moindre que d'ordinaire. A sa base, la phase primitive était encore indiquée par la disposition nettement alterne des premiers vaisseaux différenciés (xa, fig. 118).

En général, la disposition alterne persiste dans l'hypocotyle jusqu'au voisinage des cotylédons. Mais à mesure que les faisceaux vasculaires se réfléchissent pour être continués dans les cotylédons, cette disposition alterne disparaît, la première phase n'étant plus représentée.

Qu'il y ait deux ou trois cotylédons, la difficulté des coupes est causée par la flexion de la base des pédoncules cotylédonaires. Quand se produit la courbure du trajet vasculaire, les tubes criblés intermédiaires se différencient, de sorte que les demi-faisceaux criblés se montrent de plus en plus rapprochés du faisceau vasculaire alterne. Puis, quand les vaisseaux alternes ne sont plus du tout représentés, les tubes criblés superposés

se montrent et les deux demi-faisceaux criblés se trouvent maintenant réunis l'un à l'autre en dehors du lieu où existait auparavant le faisceau vasculaire alterne primitif. Cet arc criblé, d'apparence unique, occupe la région médiane du cotylédon, et en dedans de lui se montrent bientôt les premiers vaisseaux

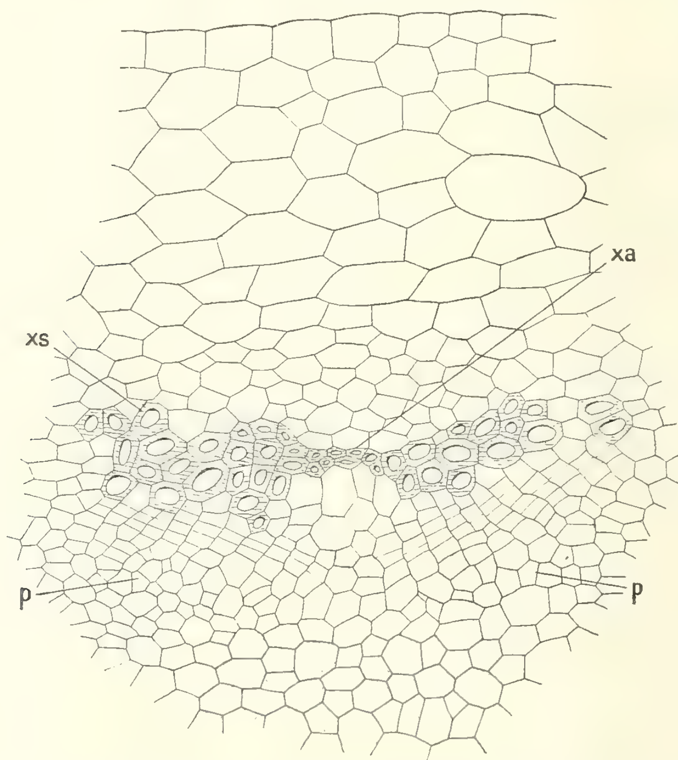


Fig. 118. — *Ginkgo biloba.* — Portion de coupe transversale de la base d'un cotylédon d'une plantule tricotylée, présentant une accélération relativement très peu accusée. — p, phloème ; xa, vaisseaux alternes et vaisseaux intermédiaires suivis des vaisseaux superposés xs. La portion alterne xa est la continuation directe du faisceau vasculaire alterne de la radicule.

superposés. Cette disposition superposée est donc réalisée ici, comme dans les cas déjà étudiés, seulement c'est pendant le trajet de l'hypocotyle au cotylédon que la disparition des phases primitives a lieu, et cela rend la succession plus difficile à suivre.

Dans le cotylédon que nous avons choisi, la disposition

primitive est encore représentée à sa base par quelques vaisseaux alternes qui ont persisté. De part et d'autre de ces premiers vaisseaux (xa, fig. 118) des vaisseaux intermédiaires et même de nombreux vaisseaux superposés sont déjà différenciés. Les deux demi-faisceaux criblés (p, fig. 118) sont encore nettement séparés l'un de l'autre en dehors des vaisseaux alternes, mais à quelques coupes seulement au-dessus de la présente (fig. 118) les vaisseaux alternes ne sont plus représentés. En dehors de la place qu'ils laissent inoccupée, on voit apparaître les premiers tubes criblés superposés, qui unissent l'un à l'autre, en un seul arc criblé médian, les deux demi-faisceaux criblés primitivement séparés. En dedans de cet arc criblé, se différencient des vaisseaux qui paraissent la continuation des vaisseaux situés au-dessous de ce niveau, mais ils correspondent en réalité à une phase différente.

Les vaisseaux alternes (xa, fig 118) sont les seuls vaisseaux primitifs que nous ayons observés dans les cotylédons du *Ginkgo*. Ce sont les seuls qui correspondent aux vaisseaux alternes de la radicule et qui, comme eux appartiennent à la première phase du développement.

Tous les autres vaisseaux qui se montrent dans le cotylédon sont des vaisseaux appartenant à des phases ultérieures. En particulier, les vaisseaux que l'on décrit en dedans des vaisseaux superposés ordinaires, et que l'on caractérise en raison de leur différenciation centripète, sont des éléments qui ne correspondent aucunement à la disposition vasculaire primitive. Ce sont des éléments surajoutés qui ne font pas partie intégrante de l'appareil conducteur typique. Ils constituent une formation spéciale qui a été acquise plus ou moins tardivement dans l'évolution du type général, par un groupe de végétaux auquel se rattache le *Ginkgo*, et probablement aussi le *Cycas* et un certain nombre d'autres plantes.

Cycadées. — Il existe dans les cotylédons et dans les feuilles des Cycadées, des vaisseaux à différenciation centripète, que l'on regarde assez généralement comme une formation primitive. Pour les uns, cette formation est comparable au bois centripète de certaines plantes fossiles. C'est l'opinion exprimée notam-

ment par Williamson et Scott (1), par Oliver (2), par Worsdell (3).

Bernard (4) assimile ce bois centripète au tissu de transfusion.

Sprecher (5) est aussi de cet avis, mais il se sépare du précédent auteur, ainsi que nous l'avons déjà dit, en regardant le développement du faisceau du *Cycas* comme exactement opposé à celui du *Ginkgo*.

Chodat (6) adopte complètement l'opinion exprimée dans le mémoire de Bertrand et Cornaille (7), d'après laquelle le faisceau des Cycadées n'est nullement comparable au faisceau du Lyginodendron.

Étudiant spécialement les germinations des Cycas, Matte (8) trouve que le passage de la racine à la tige s'effectue à l'aide d'éléments de raccord, les pôles de la racine restant toujours indépendants des faisceaux cotylédonaires.

Dans le *Cycas Nordmanbyana*, ainsi que dans les autres espèces du genre que nous avons étudiées, l'évolution de l'appareil conducteur présente une accélération plus grande encore que dans le *Ginkgo*. Aussi la disposition primitive disparaît dès la base de l'hypocotyle.

On s'assure aisément de l'existence de cette accélération en examinant les cotylédons avant leur épanouissement. On constate qu'à la base de ces cotylédons, les tubes criblés sont déjà en voie de résorption, tandis que les premiers vaisseaux superposés sont en voie de disparition ou ont déjà disparu. Dans les plus gros faisceaux cribro-vasculaires, on trouve quatre à cinq vaisseaux dont les épaississements annulaires et spiralés sont déjà plus ou moins complètement disloqués.

(1) Williamson et Scott, Further Observations on organization of the fossil Plants, part. III. *Philosop. Trans. Bot.*, 1895, p. 713.

(2) Oliver, Ueber die neundeckten Samen der Steinkohlenfarm, Biolog. C. B. XXV, 1905.

(3) Worsdell, The structur and Origin of Cycadaceae. *Ann. of Bot.*, t. XX, 1906.

(4) Bernard, Le bois centripète dans les bractées et dans les écailles des Conifères. *Beit. zum Bot. Centralb.*, Bd. XXII, Heft III.

(5) Sprecher A., Le Ginkgo biloba, Genève, 1907.

(6) Chodat R., Les Ptéridopsides des temps paléozoïques. *Arch. des Sc., Physiq. et Nat.*, 4e période, t. XXVII, 1908.

(7) Bertrand E.-C. et Cornaille F., La masse libéro-ligneuse élémentaire des Filicinées actuelles. *Travaux et Mém. de l'Univ. de Lille*, 1902, t. X.

(8) Matte H., *loc. cit. Mém. Soc. Linn. de Normandie*, XXIII, 1908.

En raison de cette accélération, il ne subsiste aucun vaisseau alterne ou primitif au sommet de l'hypocotyle ; à plus forte raison, d'après tout ce que nous savons il n'en existe aucune trace dans les cotylédons.

Par conséquent, nous pouvons répéter ici ce que nous venons de dire à propos du *Ginkgo*.

La formation centripète qui existe dans le cotylédon du *Cycas* n'est pas du tout comparable au faisceau alterne primitif de la radicule. Elle correspond à une phase ultérieure, ainsi qu'en témoignent les nombreux cloisonnements secondaires qui se montrent pendant et avant le développement de ce bois centripète. En outre, le bois centripète existe aussi dans les feuilles du *Cycas*, ce qui est encore en opposition avec ce que nous a appris l'ontogénie. En effet, dans les autres plantes vivantes où les formations vasculaires primitives persistent, ces formations sont encore représentées dans les cotylédons, mais ne subsistent pas au delà, par conséquent on ne les retrouve pas dans les feuilles qui suivent les cotylédons. En tout cas, lorsqu'elles persistent, ces formations sont la continuation des formations primitives de la radicule. Or, dans le *Cycas*, les vaisseaux primitifs ne sont déjà plus représentés dans l'hypocotyle, où la disposition superposée apparaît en premier lieu.

D'autre part, on ne voit jamais apparaître les cloisonnements secondaires aussitôt que se différencie le premier vaisseau alterne, surtout quand le faisceau primitif dont il fait partie doit compter un certain nombre de vaisseaux qui se différencient successivement après le premier. Or, le faisceau centripète des Cycadées se compose d'un assez grand nombre de vaisseaux, et l'on peut constater que le premier de ces vaisseaux est à peine différencié que déjà une ou plusieurs des cellules superposées en dehors de lui sont en voie de cloisonnement secondaire.

En résumé, cette formation centripète ne doit pas être regardée comme une partie intégrante de l'appareil conducteur typique. C'est une formation surajoutée au xylème, comme le liber interne des Solanées, par exemple, est une formation surajoutée au phloème des plantes de ce groupe. Elle ne doit pas surtout être assimilée à la formation vasculaire de la racine

quoique cette dernière a aussi une différenciation centripète. Nous avons déjà signalé l'inconvénient qu'il y a à désigner cette dernière sous le nom de formation centripète ou de bois centripète, et, afin d'éviter des assimilations telles que la précédente, nous avons préféré la définir, d'après sa situation, en l'appelant formation alterne.

DIÇOTYLÉDONES

Urticacées. — Nous prendrons pour type de cette famille l'*Urtica dioica*, qui a déjà fait l'objet de descriptions spéciales.

Elle a été étudiée d'abord par Gérard (1) au point de vue du passage de la racine à la tige. Mais la plantule sur laquelle cet auteur a fait ses observations avait déjà plusieurs centimètres de longueur. Elle était trop âgée pour montrer les premiers éléments conducteurs qui n'ont qu'une existence éphémère.

Un peu plus tard, A. Gravis (2), dans son importante monographie, étudie le rapport entre les faisceaux de la racine et de la tige, qu'il décrit de la façon suivante :

« Partons de la coupe 3, qui montre deux faisceaux monocentres opposés l'un à l'autre et orientés comme les faisceaux de la tige. Ces faisceaux sont ceux que nous avons appelés faisceaux d'insertion *i*...

« A un niveau supérieur (coupe 4), chacun de ces deux faisceaux émet latéralement une petite branche. Cela donne quatre petites branches qui, plus haut, exécutent un mouvement de rotation. Par suite de la disposition donnée à l'axe hypocotylé, deux de ces petites branches sont antérieures, les deux autres sont postérieures.

« Plus haut (coupe 5), les deux petits faisceaux antérieurs se sont rapprochés l'un de l'autre tout en conservant leur orientation de sorte qu'ils se touchent maintenant par leurs premières trachées, leur grand axe étant perpendiculaire au rayon de la tige qui passerait entre eux. Il en est de même des deux petits faisceaux postérieurs.

(1) Gérard, *loc. cit.* p. 394.

(2) Gravis A., Recherches anatomiques sur les organes végétatifs de l'*Urtica dioica*, Bruxelles, 1885.

« Plus haut encore (coupe 6), les deux petits faisceaux exécutent un mouvement de charnière autour d'un point qui coïncide à peu près avec leurs premières trachées. Ils se fusionnent ensuite plus ou moins complètement en un faisceau monocentre dont le bois est tourné vers le centre de l'axe hypocotylé. En même temps ils se courbent vers l'intérieur et se rendent dans les cotylédons dont ils constituent la nervure médiane. On observe dans la même coupe une nouvelle trifurcation des faisceaux d'insertion *i*.

« Dans la coupe 7 les deux faisceaux latéraux de la dernière trifurcation donnent naissance à de petites branches qui se dirigent immédiatement vers les bourgeons axillaires des cotylédons.

« Si maintenant nous descendons au-dessous de la coupe 3, nous voyons les faisceaux d'insertion *i* se rapprocher l'un de l'autre et entre eux apparaître de nouveaux vaisseaux qui, peu à peu, se disposent de manière à former une lame qui n'est autre chose que la partie ligneuse du faisceau bicentre de la racine.

« Plus bas les éléments ligneux des faisceaux s'éteignent, tandis que les massifs libériens de ces mêmes faisceaux font suite aux deux massifs libériens de la racine (coupe 1).

« En résumé, chez l'*Urtica dioica* la partie supérieure de l'axe hypocotylé possède, dès la période primaire, une structure de tige, mais cette région est très courte et très voisine du nœud cotylédonaire. Elle renferme deux faisceaux qui sont les faisceaux d'insertion (*i*) de la tige principale. Ces faisceaux donnent naissance aux faisceaux cotylédonaires, puis se trifurquent et s'anastomosent de manière à former les quatre faisceaux du premier entre-nœud de la tige. C'est dans la région inférieure du nœud cotylédonaire même que les deux faisceaux (*i*), et souvent aussi les deux faisceaux cotylédonaires, se mettent en rapport avec le faisceau bicentre de la racine principale endogène. »

Dans sa description, Gravis procède de bas en haut, mais à partir seulement d'un certain niveau (celui de la coupe 3) où se trouve réalisée la disposition propre à la tige. Il procède ensuite de haut en bas, montrant les vaisseaux alternes comme

une apparition de vaisseaux nouveaux. Cette façon de procéder montre avec évidence l'influence des idées régnantes, influence que nous retrouverons un peu plus tard.

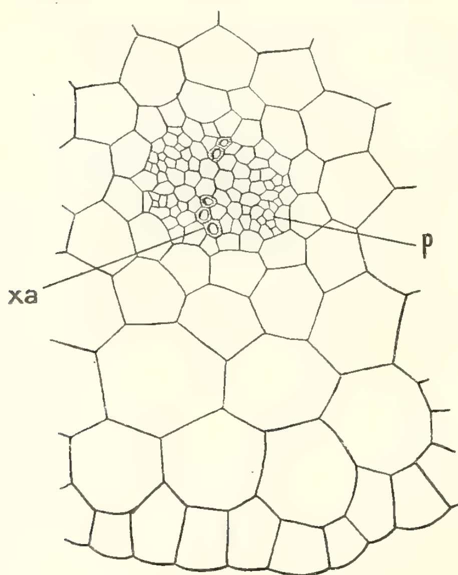


Fig. 119. — *Urtica dioica.* — Portion de coupe transversale du sommet de l'hypocotyle. — p, phloène ; xa, xylène alterne, continuation directe du faisceau primitif alterne de la radicule.

En prenant des plantules dont les cotylédons ne sont pas encore épanouis, nous constatons que la radicule possède deux faisceaux criblés alternes avec deux faisceaux vasculaires qui sont continués directement, non seulement dans la plus grande partie de l'hypocotyle, comme l'ont indiqué Gérard et Gravis, mais jusqu'au niveau de l'insertion des cotylédons (xa, fig. 119). A ce niveau, chaque faisceau vasculaire, brusquement réfléchi, se continue dans le cotylédon qui lui correspond, tandis que chaque faisceau criblé est continué par deux demi-faisceaux criblés, qui se réfléchissent brusquement aussi, en s'écartant l'un de l'autre, pour se continuer, l'un dans le cotylédon antérieur, l'autre dans le cotylédon postérieur.

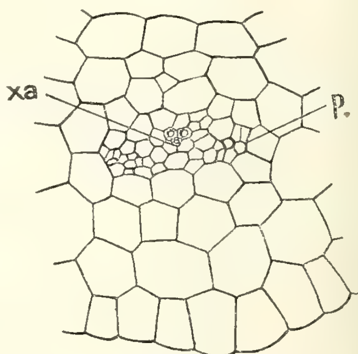


Fig. 120. — *Urtica dioica.* — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon. — État jeune. — p, demi-faisceau de phloène ; xa, vaisseaux alternes.

Si l'on fait une coupe transversale à la base d'un des cotylédons, on voit un de ces demi-faisceaux criblés (p, fig. 120) situé à droite, l'autre étant situé à gauche du faisceau vasculaire (xa, fig. 120) qui offre une disposition alterne très nette.

A ce stade, chaque faisceau vasculaire se compose de deux à trois vaisseaux, mais dans l'hypocotyle ces vaisseaux disposés en file radiale sont les premiers vaisseaux alternes, alors que dans la base cotylédonaire les vaisseaux correspondent aux derniers vaisseaux alternes seulement, les premiers n'étant pas représentés par suite de l'accélération basifuge.

Ce faisceau vasculaire se continue directement de la radicule dans le cotylédon ; il ne subit ni dédoublement, ni mouvement de rotation. Le faisceau criblé subit ce que l'on peut regarder comme un dédoublement, mais tout le système conducteur de l'hypocotyle, à ce moment, est continué dans les cotylédons. Il n'y a aucun autre élément conducteur différencié, en dehors des précédents. En particulier, il n'existe aucun vaisseau superposé, par suite aucun faisceau qui puisse être regardé comme un faisceau de tige. Par conséquent les faisceaux cotylédonaires ne sont pas produits par les faisceaux d'insertion comme le décrit Gravis.

Les deux petits faisceaux latéraux qui, après un mouvement de charnière, se fusionneraient en un seul avant d'entrer dans le cotylédon n'existent pas. Le faisceau vasculaire du cotylédon continue directement le faisceau vasculaire alterne de l'hypocotyle et demeure simple dans toute son étendue.

Le développement se poursuivant, d'autres vaisseaux alternes se différencient dans l'hypocotyle, de sorte que bientôt les deux faisceaux vasculaires arrivent à se toucher au centre, formant ensemble une bande vasculaire diamétrale (fig. 121).

A partir de ce moment, les nouveaux vaisseaux qui se différencient (xs, fig. 121) sont situés vis-à-vis des derniers tubes criblés et la disposition superposée se trouve réalisée. C'est un des cas auxquels nous avons fait allusion dans notre exposé théorique, où l'on passe de la disposition alterne à la disposition superposée, la phase intermédiaire se trouvant pour ainsi dire supprimée.

C'est surtout vers le sommet de l'hypocotyle que les vaisseaux superposes se différencient le plus activement. Les cellules qui séparent l'un de l'autre les demi-faisceaux criblés de chaque côté donnent naissance à des tubes criblés qui forment avec les nouveaux vaisseaux des groupes superposés. Comme ces

nouvelles formations prennent un assez grand accroissement, tandis que les faisceaux cotylédonaires n'ont qu'un développement très limité, elles deviennent prépondérantes et si l'on n'a pas assisté aux premiers états du développement, on sera tenté de prendre les frêles faisceaux cotylédonaires pour les branches de ces formations superposées qui ne sont autre chose que les faisceaux d'insertion de Gravis.

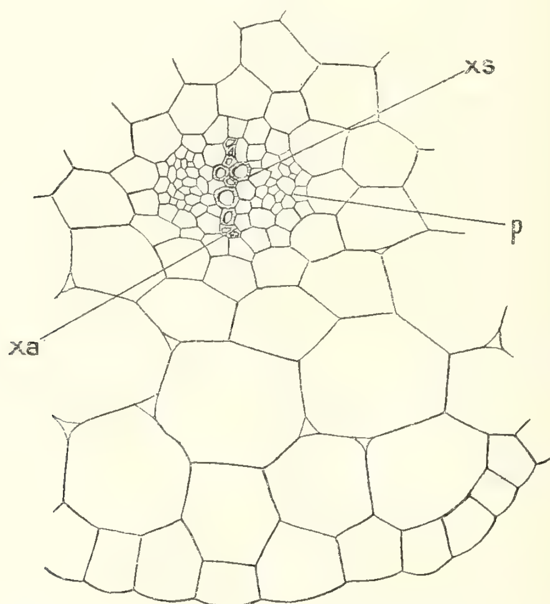


Fig. 121. — *Urtica dioica.* — Portion de coupe transversale du sommet de l'hypocotyle. — État plus âgé que le précédent (fig. 119). — xs, vaisseau différencié (de part et d'autre des derniers vaisseaux alternes) qui se trouve superposé au phloème p.

Mais c'est seulement à un stade déjà avancé, par exemple après l'épanouissement complet des cotylédons, que cette erreur pourra être commise.

Auparavant, la continuation directe des faisceaux vasculaires alternes est évidente. Ce qui le prouve d'ailleurs, c'est la remarque faite par Gravis lui-même à ce sujet.

« La mise en rapport, dit-il, s'opère sur un espace très court, de sorte qu'il semble que les trachées des faisceaux cotylédonaires ne sont que la continuation des trachées des faisceaux bicentres.

« Cette apparence pourrait même faire croire à la sortie dans les cotylédons des éléments vasculaires de la racine. Il n'en est rien cependant, car dans quelques axes hypocotyles plus vigoureux que les autres j'ai pu constater que les faisceaux cotylédonaires sont bien les branches latérales d'une première trifurcation des faisceaux d'insertion (1). »

Cette remarque est pour nous pleine d'intérêt.

Sous l'influence des idées acquises, Gravis prend d'abord pour point de départ de sa description une coupe dans laquelle il voit une structure de tige. Mais en présence des faits, une interprétation contraire à ces idées lui paraît tellement possible, qu'il est obligé, pour la repousser, de recourir à la constatation qu'il a faite sur quelques exemplaires plus vigoureux que les autres. Or, si l'on réfléchit que ces exemplaires plus vigoureux montrent précisément une accélération basifuge plus grande, qui a pour effet de masquer davantage l'état primitif, on comprendra aisément combien est illusoire son argumentation.

Ayant montré comment la disposition superposée fait suite à la disposition alterne au sommet de l'hypocotyle, il nous faut dire comment se poursuit le développement à la base du cotylédon.

De part et d'autre des vaisseaux alternes se différencient de nouveaux vaisseaux (xi, xs, fig. 122) qui forment ensemble une bande transversale dont la position a été exactement indiquée par les auteurs précédents, mais qui résultait, pour Gravis notamment, de la réunion de deux faisceaux latéraux primitivement séparés.

Plus tard, les vaisseaux alternes (xa, fig. 122) sont résorbés, les premiers vaisseaux (xi, fig. 122) qui leur font suite peuvent aussi disparaître, de sorte que l'on a finalement deux demi-faisceaux cribro-vasculaires qui sont séparés l'un de l'autre par du conjonctif.

Mais cette séparation ne demeure très nette qu'au voisinage de la base du cotylédon. Si l'on s'élève dans le cotylédon, on constate que les deux demi-faisceaux criblés se montrent rapprochés l'un de l'autre de plus en plus, à mesure qu'on s'élève,

(1) *Loc. cit.*, p. 130.

et, à peu de distance, ils se trouvent réunis sur la ligne médiane.

D'après ce que nous avons dit à propos de *Pinus sylvestris*, on comprendra que les premiers vaisseaux qui se différencient, à partir de ce niveau, sont des vaisseaux superposés, les phases précédentes se trouvant complètement supprimées désormais.

Dans *Urtica cannabina* la marche du développement s'accom-

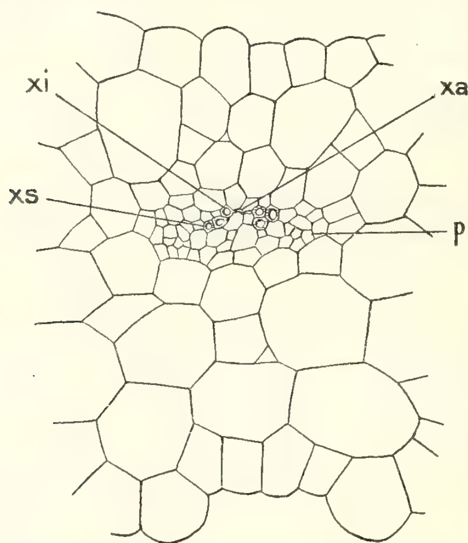


Fig. 122. — *Urtica dioica*. — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon. — État plus âgé que le précédent (fig. 120). — xa, vaisseaux alternes presque complètement résorbés ; xi, vaisseaux intermédiaires ; xs, vaisseaux superposés.

plit à peu près de la même manière. Les deux faisceaux criblés de la radicule et les deux faisceaux vasculaires étroits sont continués dans l'hypocotyle. Au-dessous des cotylédons, chaque faisceau criblé est continué par deux demi-faisceaux qui s'écartent assez brusquement l'un de l'autre pour aller chacun dans un cotylédon différent. A la base du cotylédon, on retrouve deux de ces demi-faisceaux criblés assez écartés l'un de l'autre, et entre eux se trouve le faisceau vasculaire formé de deux à trois vaisseaux groupés sur la ligne médiane. Ces vaisseaux représentent les derniers vaisseaux alternes, aussi ils sont situés profondément ; néanmoins l'alternance est évidente.

A peu de distance de la base du cotylédon, chaque demi-

faisceau criblé est continué dans sa portion latérale par un fascicule qui va donner une nervure latérale. Dans cette nervure latérale, la disposition alterne n'est pas représentée, les premiers vaisseaux sont superposés, tandis que la nervure médiane montre la persistance de l'état primitif jusque dans le limbe.

La Pariétaire (*Parietaria officinalis*) peut être citée parmi les plantes de cette famille qui permettent de constater, dans leurs cotylédons, la succession des diverses phases de l'évolution de l'appareil conducteur.

Dans l'hypocotyle, les faisceaux criblés primitifs sont conservés sur une portion seulement de sa longueur. Ils sont continués au-dessus chacun par deux demi-faisceaux criblés qui vont dans les cotylédons. Les faisceaux vasculaires sont continués directement de la radicule jusque dans les cotylédons à la base desquels ils présentent, au début, un à trois vaisseaux alternes (xa, fig. 123) qui sont suivis de part et d'autre par les vaisseaux intermédiaires et superposés.

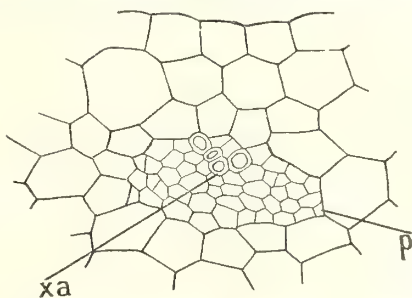


Fig. 123. — *Parietaria officinalis.* — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon. — p, demi-faisceau criblé ; xa, vaisseau alterne.

Humulus Lupulus. — La disposition de l'appareil conducteur au début de la plante ressemble beaucoup à celle que montre *Urtica dioica*. Les deux faisceaux criblés de la radicule se continuent dans l'hypocotyle, ainsi que les deux faisceaux vasculaires avec lesquels ils alternent.

Au niveau des cotylédons, les faisceaux criblés sont continués chacun par deux demi-faisceaux criblés qui s'écartent l'un de l'autre pour aller l'un dans le cotylédon antérieur, l'autre dans le cotylédon postérieur.

A ce niveau, l'accélération est plus grande qu'à la base de l'hypocotyle. Ainsi, vers le milieu de l'hypocotyle, il n'y a dans chaque faisceau vasculaire que deux ou trois vaisseaux représentant le faisceau primitif et aucun cloisonnement secondaire

ne se montre en dedans des faisceaux criblés ; tandis qu'à la partie supérieure du même hypocotyle, des vaisseaux intermédiaires sont déjà différenciés de part et d'autre de l'îlot vasculaire primitif et entre les derniers vaisseaux différenciés et les tubes criblés quelques cloisonnements secondaires se sont formés.

A la base des cotylédons, l'accélération est encore plus manifeste. En effet, les vaisseaux différenciés sont plus nombreux et les vaisseaux les plus éloignés de l'îlot vasculaire médian forment avec le groupe criblé auquel ils sont superposés une nervure latérale qui se trouve, dès son origine, formée exclusivement d'éléments conducteurs superposés. La nervure médiane est formée d'un groupe vasculaire alterne qui sépare très nettement, dans le jeune âge, les deux portions criblées, et d'un certain nombre de vaisseaux situés de part et d'autre des premiers et dont les derniers différenciés sont nettement superposés aux éléments criblés. Quand les premiers vaisseaux ont été résorbés, cette nervure médiane se montre formée exclusivement, comme les nervures latérales, par des groupes cribro-vasculaires qui, à la base, demeurent séparés l'un de l'autre et peuvent être pris pour deux faisceaux cribro-vasculaires indépendants l'un de l'autre.

Casuarinées. — *Casuarina inophloia.* — Cette plante possède dans sa radicule quatre faisceaux criblés et quatre faisceaux vasculaires alternes.

Les faisceaux criblés se continuent dans tout l'hypocotyle. Au niveau des cotylédons ils se réfléchissent fortement, les deux faisceaux antérieurs se continuant dans le cotylédon antérieur, les deux faisceaux postérieurs allant dans le cotylédon postérieur. On trouve donc à la base de chaque cotylédon deux faisceaux criblés qui ont même valeur que les faisceaux criblés de la radicule, au lieu de correspondre chacun à un demi-faisceau criblé de la radicule, comme cela a lieu d'ordinaire.

Les quatre faisceaux vasculaires se continuent aussi de la radicule dans la plus grande partie de l'hypocotyle, où, pendant la première phase, ils se montrent formés chacun par un groupe de trois à quatre vaisseaux alternes. Mais au-dessous des cotylédons, les deux faisceaux vasculaires situés dans le

plan parallèle aux cotylédons présentent une accélération plus grande que les deux autres ; leurs vaisseaux alternes se trouvent supprimés, et ce sont les vaisseaux intermédiaires puis les vaisseaux superposés qui apparaissent en premier lieu. Au

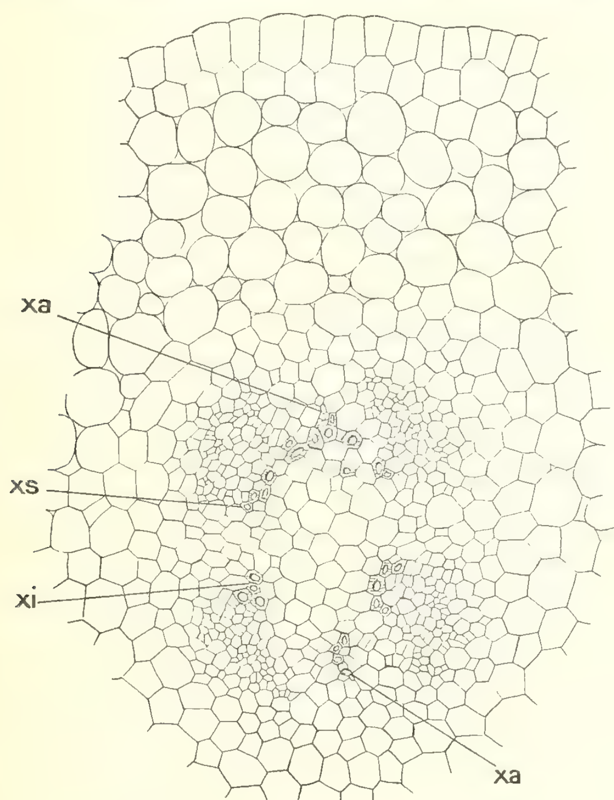


Fig. 124. — *Casuarina equisetifolia.* — Portion de coupe transversale de l'hypocotyle. — xa, vaisseaux alternes dont les premiers sont en voie de résorption. — Ces vaisseaux correspondent aux faisceaux de la radicule situés dans le plan médian des cotylédons ou faisceaux cotylédonaires. — xi, vaisseaux intermédiaires ; xs, vaisseaux superposés. — Ces derniers vaisseaux correspondent aux autres faisceaux de la radicule ou faisceaux intercotylédonaires qui possèdent une accélération plus grande.

niveau de l'insertion des cotylédons, ces vaisseaux (xs, xi, fig. 124) forment quatre groupes accolés aux quatre faisceaux criblés, avec lesquels ils se réfléchissent pour se continuer comme eux dans les cotylédons. Les deux autres faisceaux vasculaires (xa, fig. 124) qui se trouvent situés dans le plan médian des cotylédons se continuent directement jusque dans

les cotylédons où ils sont représentés par plusieurs vaisseaux

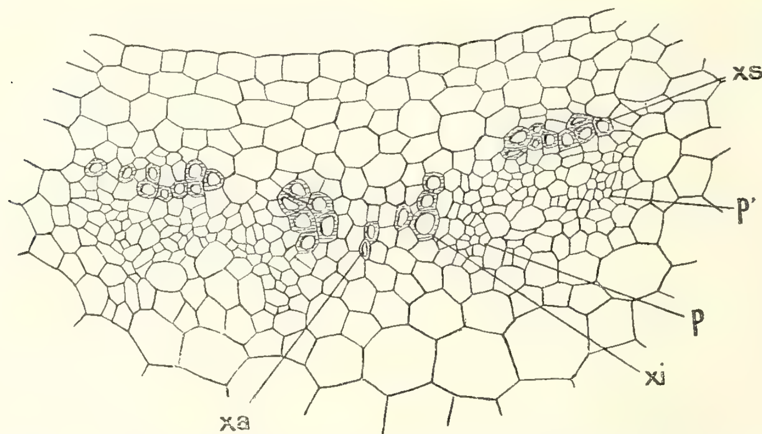


Fig. 125. — *Casuarina inophloia.* — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon. — État jeune. — p, portion du faisceau criblé voisine de la ligne médiane. — p', portion latérale du faisceau criblé ; xa, vaisseaux alternes ; xi, vaisseaux intermédiaires. — Ces deux sortes de vaisseaux correspondent au faisceau de la radicule situé dans le plan médian du cotylédon ou faisceau cotylédonaire. — xs, vaisseaux superposés correspondant à la moitié d'un autre faisceau vasculaire de la radicule ou faisceau intercotylédonaire.

alternes (xa, fig. 125) placés entre les deux faisceaux criblés (p, fig. 125) près de leur bord interne.

A la base des cotylédons, on trouve donc un faisceau vascu-

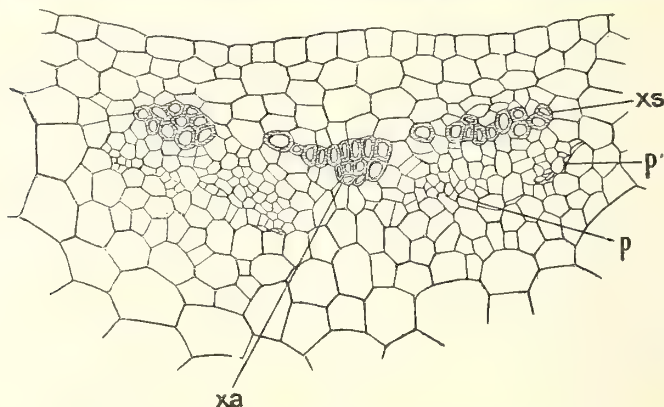


Fig. 126. — *Casuarina inophloia.* — Portion de coupe transversale du cotylédon, un peu au-dessus de la précédente (fig. 125). — Les vaisseaux correspondant au faisceau cotylédonaire primitif sont groupés en une masse médiane xa ; xs, vaisseaux correspondant à une moitié du faisceau intercotylédonaire primitif.

laire alterne et deux faisceaux criblés. Mais on trouve, en outre, deux demi-faisceaux vasculaires, représentés seulement

par des vaisseaux superposés (xs, fig. 125) qui se voient en dedans de la portion criblée (p', fig. 125) la plus éloignée de la ligne médiane. Ces demi-faisceaux correspondent aux deux faisceaux vasculaires de l'hypocotyle qui ont subi l'accélération déjà signalée.

La disposition que nous venons d'indiquer se modifie dès qu'on s'éloigne de la base du cotylédon. Chaque faisceau criblé est continué par deux portions qui se montrent de plus en plus écartées l'une de l'autre. La portion superposée aux vaisseaux (p', fig. 126) ou cribro-vasculaire constitue une nervure latérale, tandis que l'autre (p, fig. 126) se montrant de plus en plus rapprochée de la ligne médiane arrive à constituer la nervure médiane (fig. 127). A une certaine distance de la base, cette portion criblée forme avec sa symétrique un groupe criblé médian, en apparence unique.

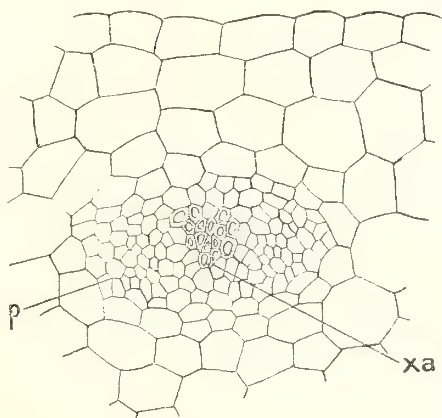


Fig. 127. — *C. inophloia.* — Portion de coupe transversale du cotylédon, prise au-dessus de la précédente (fig. 126) montrant seulement la nervure médiane dont la nervure latérale est séparée. — xa, vaisseaux correspondant au faisceau cotylédonaire primitif; p, demi-faisceau criblé correspondant à la portion p du faisceau criblé primitif (fig. 126).

Au voisinage de la base du cotylédon, les deux demi-faisceaux criblés qui correspondent à la nervure médiane (p, fig. 127) ont une orientation inclinée qui rend complète l'alternance des premiers vaisseaux situés entre eux et fait que les vaisseaux qui leur succèdent se montrent immédiatement superposés, les deux formations cribro-vasculaires ainsi obtenues se trouvant presque opposées l'une à l'autre par leurs vaisseaux encore réunis sur la ligne médiane. Quand les premiers vaisseaux sont résorbés, ces formations cribro-vasculaires paraissent alors former deux groupes cribro-vasculaires indépendants l'un de l'autre.

Ainsi, dans cette plante, les quatre faisceaux criblés se

continuent tels quels jusque dans les cotylédons où ils pénètrent deux par deux, et c'est seulement dans la base de ces cotylédons qu'ils sont continués chacun par deux demi-faisceaux dont l'un (p′) forme le phloème de la nervure latérale, tandis que l'autre (p) forme la moitié du phloème de la nervure médiane.

Des quatre faisceaux vasculaires de la radicule, deux se continuent directement dans les cotylédons dont ils occupent le plan médian et constituent le système vasculaire de la nervure médiane; les deux autres, situés dans un plan perpendiculaire, subissant une accélération beaucoup plus grande, ne sont plus représentés au voisinage des cotylédons que par des vaisseaux intermédiaires ou superposés, et, à partir de la base des cotylédons, dans lesquels ils forment le xylème des nervures latérales, ils ne sont représentés que par des vaisseaux superposés (xs, fig. 125).

Pipéracées. — Parmi les Pipéracées, nous avons étudié *Piper excelsum* et nous avons pu constater chez cette espèce la persistance de la disposition alterne jusque dans la portion basilaire des cotylédons.

Cette famille a fait l'objet de plusieurs communications de Hill (1) qui a trouvé aussi dans les cotylédons d'un certain nombre d'espèces cette disposition. Mais cet auteur, continuant à interpréter la marche du développement en prenant la feuille pour point de départ, regarde cette disposition alterne comme le résultat d'un dédoublement du faisceau cotylédonaire d'abord unique, ce dédoublement étant suivi d'une rotation des faisceaux vasculaires telle qu'on la décrit dans le passage de la tige à la racine. Il ne signale pas, bien entendu, la disparition des éléments transitoires, pas plus qu'il n'indique l'apparition hâtive des éléments secondaires qui cependant se manifeste dans cette disposition soi-disant primitive.

Chénopodiacées. — Dans cette famille, qui a fait l'objet de notre dixième Note, nous avons encore eu l'occasion d'étudier plusieurs autres espèces.

Ambrina fœtida. — Cette plante offre dans le jeune âge une

(1) Hill (T.-G.), On the Seedling-structure of certain Piperales (*Ann. of Bot.* vol. XX, 1906).

disposition de l'appareil conducteur analogue à celle que nous

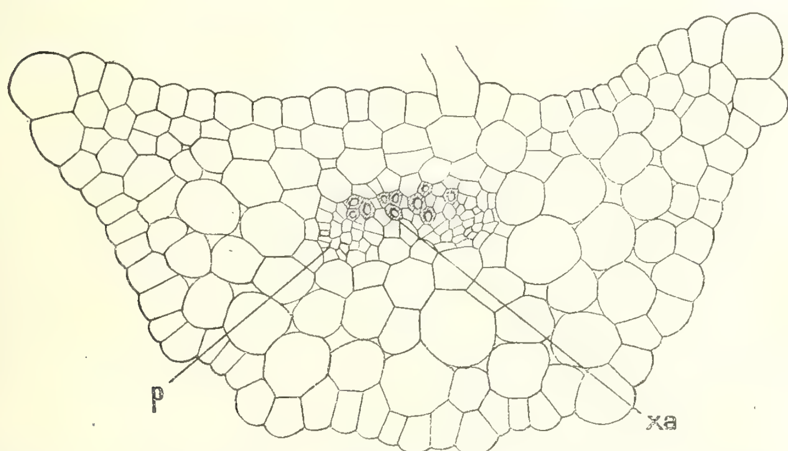


Fig. 128. — *Ambrina fœtida.* — Coupe transversale de la base du cotylédon. — p, demi-faisceau criblé ; xa, vaisseaux alternes.

avons décrite dans la Note en question. A la base des cotylé-

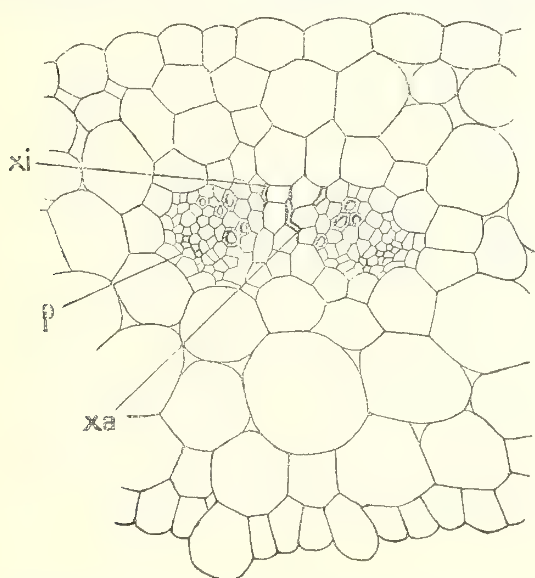


Fig. 129. — *Ambrina fœtida.* — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon. — État plus âgé que le précédent (fig. 128). — xa, vestiges des vaisseaux alternes ; xi, vestiges des vaisseaux intermédiaires et superposés.

dons, le faisceau vasculaire est représenté par plusieurs vaisseaux alternes (xa, fig. 128) situés entre les deux groupes

criblés (p, fig. 128). Ces vaisseaux sont suivis de part et d'autre par des vaisseaux intermédiaires et superposés, en dehors desquels se montrent quelques cloisonnements secondaires.

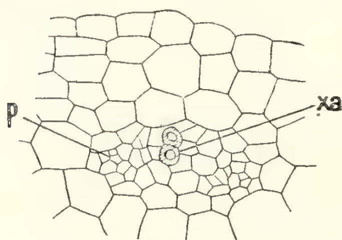


Fig. 130. — *Monolepis chenopodioides.* — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon. — p, demi-faisceau criblé ; xa, vaisseaux alternes.

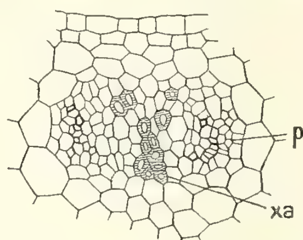


Fig. 131. — *Corispermum hyssopifolium* — p, demi-faisceau criblé ; xa, vaisseaux alternes dont les plus externes sont également représentés.

Pendant que ces derniers se produisent, les vaisseaux alternes entrent en voie de résorption (xa, fig. 129), les vaisseaux intermédiaires eux-mêmes (xi, fig. 129) sont aussi résorbés, et les uns et les autres disparaissent complètement, de

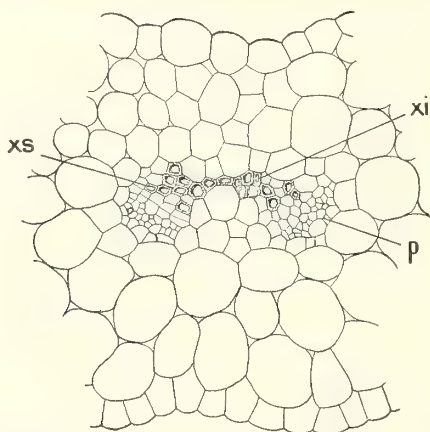


Fig. 132. — *Lecanocarpus opalensis.* — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon. — État un peu âgé montrant les vaisseaux alternes en voie de résorption.

sorte que, ultérieurement, il n'y a plus trace, dans ces cotylédons, de la disposition primitive.

Nous avons étudié aussi *Monolepis chenopodioides* (fig. 130) ainsi que *Corispermum hyssopifolium* (fig. 131) et *Lecanocarpus opalensis* (fig. 132) qui présentent la disposition primitive dans leurs cotylédons.

Amarantus splendens. — A la base des cotylédons de cette plante on observe aisément les phases successives de l'évolution vasculaire. C'est dans une espèce du même genre que Hill (1) a décrit la rotation du faisceau vasculaire qui, d'après lui, se fait déjà dans le pétiole du cotylédon. En effet, la disposition alterne persiste nettement dans la base du pétiole cotylédonaire de ces plantes. Aussi les auteurs qui prennent pour point de départ la structure superposée du limbe sont obligés de décrire la rotation dans le pétiole lui-même, oubliant qu'il ne s'agit plus dès lors du passage de la racine à la tige, ainsi que le comprenaient les premiers anatomistes, mais bien du passage d'une structure à une autre, à l'intérieur d'un même membre qui, dans le cas présent, est une feuille.

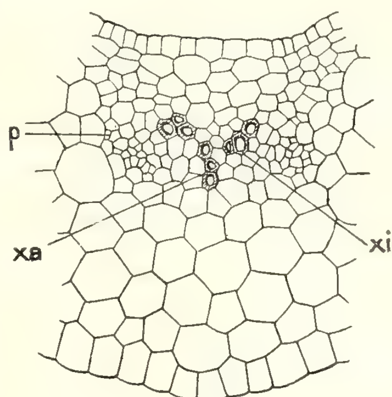


Fig. 133. — *Amarantus caudatus.* — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon. — p, demi-faisceau criblé ; xa, vaisseaux alternes ; xi, vaisseaux intermédiaires.

Il n'y a point de rotation dans le pétiole de ces *Amarantus*. On voit ensuite de nouveaux vaisseaux se différencier de part et d'autre des vaisseaux alternes, qui sont résorbés, à mesure que le nombre des vaisseaux nouveaux augmente.

On ferait la même constatation plus aisément encore chez *Amarantus caudatus*, qui présente à la base de ses cotylédons un faisceau vasculaire où les premiers vaisseaux alternes, c'est-à-dire les plus externes, sont encore représentés (xa, fig. 133). Ces premiers vaisseaux sont rangés en file radiale, comme on les voit d'ordinaire, dans la radicule, et ils occupent le milieu du large espace que laissent entre eux les deux groupes criblés (p, fig. 133).

C'est encore une plante dans laquelle on devrait décrire la rotation des faisceaux vasculaires, à l'intérieur du pétiole, si l'on prend pour point de départ la disposition superposée du limbe.

(1) Hill (T.-G.), On the Seedling-structure of certain Centrospermea (*Rep. Brit. Assoc. York*, p. 760 (1906-1907).

Mais, comme toujours, cette formation vasculaire alterne est résorbée et disparaît, alors que la disposition superposée, qui la précéderait (selon l'opinion que je rappelle), subsiste et finit même par subsister seule.

Il y a dans ce fait de la persistance d'une disposition soi-disant primitive, vis-à-vis de la disparition d'une disposition qui paraît lui succéder, quelque chose d'anormal qui aurait pu arrêter, au cours de leur interprétation, les auteurs auxquels je fais allusion.

Plusieurs genres de cette famille : *Chenopodium*, *Atriplex*, *Kochia*, etc., sont cités par Dangeard (1) comme ayant deux faisceaux dans leur radicule et quatre traces cotylédonaires dans leur hypocotyle. Or dans tous, l'hypocotyle ne présente que deux faisceaux vasculaires qui sont d'ailleurs continués directement de la radicule jusque dans les cotylédons.

Acnida cannabina. — Les deux faisceaux vasculaires de la radicule sont continués jusqu'au voisinage du sommet de l'hypocotyle. Là, les deux faisceaux criblés sont continués chacun par deux demi-faisceaux criblés qui vont dans les cotylédons différents. Les deux faisceaux vasculaires ont leurs vaisseaux alternes disposés en une bande diamétrale. Au niveau où le faisceau criblé primitif est continué par deux demi-faisceaux, la bande diamétrale vasculaire est composée de quatre vaisseaux de diamètre à peu près égal. Les premiers de ces vaisseaux sont séparés des seconds par deux cellules demeurées à l'état de parenchyme et ces derniers sont séparés l'un de l'autre, au centre, par deux cellules demeurées également à l'état de parenchyme. Il résulte de cet agencement un aspect assez rarement réalisé.

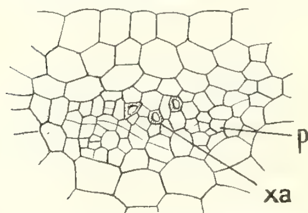


Fig. 134. — *Acnida cannabina.* — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon. — p, demi-faisceau criblé ; xa, vaisseau alterne.

Chaque faisceau vasculaire est continué dans le cotylédon, au plan médian duquel il correspond, et à la base il est représenté par un ou par deux vaisseaux alternes (xa, fig. 134), situés dans l'espace qui sépare les deux demi-faisceaux criblés (p, fig. 134).

(1) *Le Botaniste*, 1, p. 85.

Ensuite, se montrent les vaisseaux intermédiaires et superposés. Puis, des cloisonnements secondaires se produisent et assez rapidement ils s'établissent en dehors des vaisseaux alternes, par conséquent sur la ligne médiane.

AIZOACÉES. — *Mesembryanthemum crystallinum.* — Les deux faisceaux criblés et les deux faisceaux vasculaires sont étroits dans la radicule. Ils sont continués dans l'hypocotyle. Au voisinage du sommet, chaque faisceau criblé est continué par deux demi-faisceaux criblés qui vont chacun dans un cotylédon différent. A la base de ces cotylédons, on trouve la continuation du faisceau vasculaire représenté seulement par les derniers vaisseaux alternes situés profondément entre les deux demi-faisceaux criblés. De part et d'autre de ces vaisseaux alternes se différencient ensuite les vaisseaux intermédiaires et superposés.

ILLÉCÉBRÉES. — *Paronychia canariensis.* — Cette plante est un exemple facile à décrire, par suite du petit nombre de ses éléments conducteurs, au début de son existence, et surtout par la régularité qu'ils présentent dans leur répartition.

Dans sa radicule, les deux faisceaux criblés, peu étalés, sont continués dans toute la hauteur de l'hypocotyle, et c'est seulement au niveau des cotylédons qu'ils se montrent continués chacun par deux demi-faisceaux criblés brusquement écartés l'un de l'autre, pour se continuer dans le cotylédon situé du côté qui correspond à chacun d'eux. Les deux faisceaux vasculaires alternes sont formés chacun d'un seul rang de vaisseaux qui arrivent à se toucher au centre, plus tard.

Ces faisceaux sont continués dans l'hypocotyle et ils peuvent arriver à former aussi une ligne diamétrale par l'arrangement en file de leurs vaisseaux de petit diamètre. Ces deux faisceaux se continuent, en se réfléchissant légèrement, jusque dans les cotylédons.

A la base des cotylédons, on trouve donc deux demi-faisceaux criblés, correspondant chacun à un faisceau différent de la radicule, et entre eux un faisceau vasculaire, continuation directe d'un faisceau vasculaire de la radicule.

Ce faisceau vasculaire est représenté là par un nombre variable de vaisseaux alternes. Tantôt on trouve trois de ces

vaisseaux en file radiale, d'autres fois on en trouve deux seulement ou même un seul, mais, dans tous les cas, le premier vaisseau (xa, fig. 135) se trouve situé au voisinage du bord externe des demi-faisceaux criblés. Ces vaisseaux, ainsi que les demi-faisceaux criblés, ont donc conservé les uns par rapport aux autres une disposition aussi semblable que possible à celle qu'ils présentent dans la radicule. Quand, un peu plus tard, les vaisseaux intermédiaires se différencient, on a une disposition qui est assez caractéristique. Le ou les vaisseaux alternes (xa, fig. 135) sont notablement séparés des deux vaisseaux intermédiaires (xi, fig. 135) qui se montrent symétriquement placés, l'un à droite de la direction centripète, l'autre à gauche.

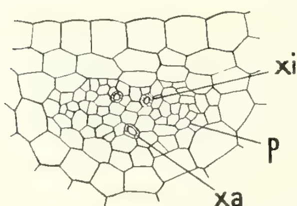


Fig. 135. — *Paronychia canariensis.* — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon. — p, demi-faisceau de phloème; xa, vaisseau alterne; xi, vaisseau intermédiaire.

Ensuite, de nouveaux vaisseaux vont se différencier à la suite des précédents, et l'on assiste, dans le cotylédon, à la succession des diverses phases du développement de l'appareil conducteur qui se constatent avec une netteté toute particulière.

Contrairement à ce que nous avons relaté bien des fois, l'arrangement régulier constaté dans un cotylédon se répète d'ordinaire dans l'autre cotylédon d'une même plantule, avec la même régularité.

Illecebrum verticillatum. — On trouve dans la plantule une disposition analogue à celle de *Paronychia*. Les deux faisceaux vasculaires se continuent directement de la radicule jusque dans les cotylédons, où ils sont représentés, dès le début, par plusieurs vaisseaux alternes. Les faisceaux criblés se continuent aussi dans tout l'hypocotyle et c'est seulement au niveau des cotylédons qu'ils sont continués chacun par deux demi-faisceaux criblés, brusquement écartés l'un de l'autre, pour se continuer, l'un dans un cotylédon, l'autre dans le cotylédon opposé.

A la base du cotylédon, ces deux demi-faisceaux criblés demeurent, sur une certaine longueur, écartés l'un de l'autre, de sorte que l'alternance des groupes criblés et vasculaire est très nette. A cette disposition succède la disposition intermé-

diaire, puis superposée, la suite du développement se faisant selon le mode ordinaire.

Éléagnées. — *Eleagnus angustifolia.* — La radicule possède deux faisceaux criblés très étalés et deux faisceaux vasculaires alternes, étroits au début, élargis plus tard, de façon à présenter en coupe transversale un aspect cunéiforme, par suite de la différenciation des nouveaux vaisseaux.

Ces deux sortes de faisceaux se continuent dans l'hypocotyle. Au-dessous des cotylédons chaque faisceau criblé est conti-

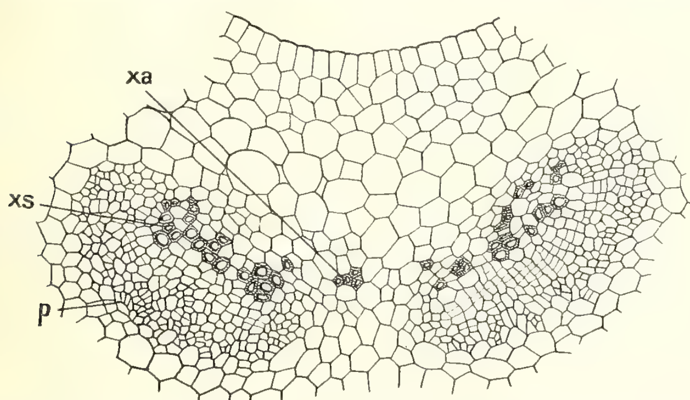


Fig. 136. — *Eleagnus angustifolia.* — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon. — p, demi-faisceau criblé ; xa, vaisseaux alternes ; xs, vaisseaux superposés.

nué par deux demi-faisceaux criblés, qui s'écartent l'un de l'autre pour se continuer chacun dans le cotylédon situé du côté qui lui correspond.

Les deux faisceaux vasculaires se montrent aussi plus écartés l'un de l'autre, ce qui donne à la région centrale du sommet de l'hypocotyle une forme allongée suivant le diamètre vasculaire. Chaque faisceau vasculaire est continué dans le cotylédon au plan médian duquel il correspond et, à la base, il s'y trouve représenté par plusieurs vaisseaux alternes (xa, fig. 136) groupés sur la ligne médiane et séparant l'un de l'autre les deux demi-faisceaux criblés (p, fig. 136) qui sont chacun la continuation d'une moitié d'un faisceau criblé de l'hypocotyle et, par suite, de la radicule.

Plus tard, des vaisseaux intermédiaires, puis superposés se différencient. On peut longtemps constater la persistance des

vaisseaux alternes à la base des cotylédons. Quand ces vaisseaux ont été résorbés complètement, l'écartement qui persiste entre les deux demi-faisceaux criblés primitifs témoigne encore de l'état antérieur. Après, les cloisonnements secondaires se produisent aussi dans cette région médiane et donnent naissance à un groupe cribro-vasculaire d'apparence unique.

Renonculacées. — *Nigella damascena.* — Cette espèce a été étudiée avec soin par Gérard qui l'a décrite avec d'autant plus de détails qu'elle est le premier exemple choisi pour ses descriptions.

Voici comment cet auteur interprétait le passage dans les cotylédons des deux faisceaux criblés et des deux faisceaux vasculaires qui se montrent encore à quelques millimètres audessous des cotylédons.

« Les cellules du péricambium restant bien caractérisées en face des faisceaux vasculaires et des cellules du tissu conjonctif qui remplacent ceux-ci dans la partie terminale de l'axe hypocotylé, diminuent d'abord de volume en face des faisceaux libériens, puis se dissocient par pénétration des éléments de ces faisceaux, et en certains points se confondent si bien avec eux que le liber, à la base du pétiole, repose sur la couche protectrice.

« Le tissu conjonctif central pénètre au milieu des éléments des faisceaux vasculaires. Ceux-ci prennent l'aspect d'un V dont la pointe, tournée vers l'extérieur, est formée par la trachée primitive. A la suite de cet écartement, les vaisseaux les plus larges, formés en dernier lieu, viennent s'appuyer contre les extrémités des faisceaux libériens. La trachée primitive est ensuite repoussée vers l'intérieur par interposition de tissu conjonctif entre cette trachée et le péricambium. Repoussée de plus en plus profondément par la multiplication de ce tissu, la trachée primitive entraîne les éléments vasculaires voisins et bientôt les deux branches du V se trouvent sur le prolongement l'une de l'autre. Comme conséquence apparaissent deux faisceaux libéro-ligneux opposés, confondus par leur extrémité interne, formant une sécante au cylindre central. Ils ont les caractères des faisceaux de la tige sans en avoir l'orientation.

« Cette disposition des faisceaux est dite tangentielle par

M. Dodel; je substituerai à cette appellation celle de *secantielle* qui rend compte beaucoup plus exactement de la position des faisceaux et sans laisser de doute.

« Lors de la séparation des faisceaux libéro-ligneux qui s'infléchissent dans les cotylédons, les masses vasculaires opposées tournent sur les trachées médianes communes afin de se rapprocher et de se confondre. A la base du pétiole la fusion est faite et l'on ne trouve plus qu'une seule masse vasculaire centrifuge à la place de chaque faisceau centripète de la racine. Les masses libériennes opposées, entraînées dans le mouvement, ne se confondent point; elles demeurent séparées par les cellules rhizogènes et les cellules conjonctives qui ont repoussé la trachée primitive.

« Simultanément les faisceaux libériens se divisaient en trois masses égales. »

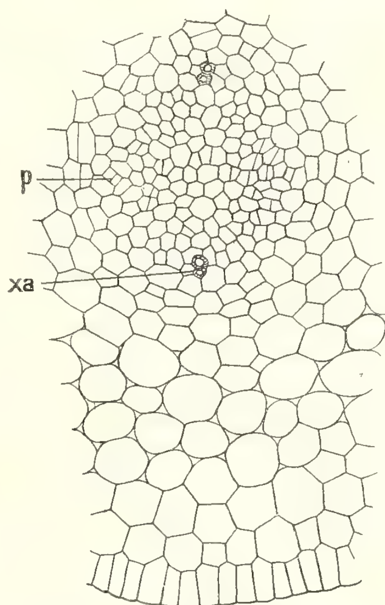


Fig. 137. — *Nigella damascena*. — Portion de coupe transversale du sommet de l'hypocotyle. — p, faisceau criblé primitif; xa, vaisseaux alternes.

Or la marche de la différenciation de l'appareil conducteur se fait, dans *Nigella damascena*, comme dans les types précédents qui possèdent dans leur radicule deux faisceaux vasculaires et deux faisceaux criblés alternes.

Non seulement ces deux sortes de faisceaux se continuent sans modification jusqu'au voisinage du sommet de l'hypocotyle (fig. 137), comme l'a dit Gérard, mais les deux faisceaux vasculaires, à l'état très jeune, sont continués jusque dans le cotylédon au plan médian duquel chacun d'eux correspond. Ces faisceaux sont représentés à leur base par un ou deux vaisseaux alternes, continuation directe des faisceaux vasculaires de l'hypocotyle et par suite de la radicule.

Les faisceaux criblés au-dessous des cotylédons sont conti-

nués chacun par deux demi-faisceaux criblés dont l'un est continué dans le cotylédon antérieur, l'autre dans le cotylédon postérieur. On retrouve à la base du cotylédon ce demi-faisceau (p, fig. 138) de chaque côté du faisceau vasculaire (xa, fig. 138) qui est situé sur la ligne médiane. Cette disposition alterne est assez fugace et il faut, pour l'observer, s'adresser à des plantules très jeunes. En outre, elle ne persiste que sur une faible hauteur.

Au-dessus, chaque demi-faisceau criblé s'unit à l'autre sur la ligne médiane ; les vaisseaux primitifs se trouvant supprimés, les premiers vaisseaux qui se différencient à partir de ce niveau sont des vaisseaux superposés, et l'on a un groupe cribro-vasculaire médian dont l'apparence est unique dès son début.

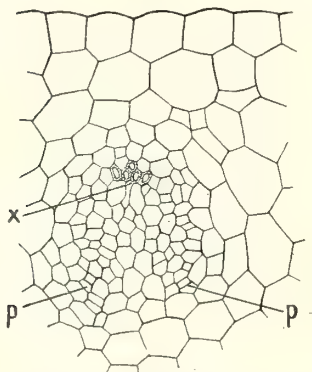


Fig. 138. — *Nigella damascena*. — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon. — p, demi-faisceau du phloème ; x, xylème dont le premier vaisseau différencié est encore nettement alterne.

A la base même, là où l'alternance persiste au début, elle subsiste très peu de temps, par suite de cloisonnements hâtifs qui donnent naissance, dans la région médiane, à des éléments superposés, pendant que d'autres vaisseaux intermédiaires et superposés se sont différenciés de part et d'autre des vaisseaux alternes formant ensemble un V dont la constitution a une signification très différente de celle qui lui a été attribuée par Gérard.

Chaque demi-faisceau criblé est continué, à la base du cotylédon, par deux portions inégales : une qui se rapproche de la ligne médiane, comme nous venons de l'indiquer, prenant part à la formation de la nervure médiane ; une autre, plus petite, s'écartant de la ligne médiane et appartenant à la nervure latérale. Pendant que la nervure médiane offre plusieurs vaisseaux bien différenciés, cette nervure latérale ne présente encore aucun vaisseau différencié. C'est seulement un peu plus tard que des vaisseaux se montrent dans cette nervure latérale et ces vaisseaux sont des vaisseaux superposés.

Nous avons dit que le faisceau criblé est continué au sommet de l'hypocotyle par deux demi-faisceaux criblés allant aux cotylédons. Plus tard, des cloisonnements apparaissent dans l'espace compris entre ces deux demi-faisceaux criblés. Ces cloisonnements ultérieurs donnent naissance à un groupe cribro-vasculaire qui est continué plus haut dans la gemmule. C'est ce groupe secondaire que Gérard a décrit comme résultant, en même temps que les deux demi-faisceaux cotylédonaires, d'une trifurcation du faisceau criblé primitif. Or ce troisième groupe est d'origine postérieure aux deux précédents et, conformément à son origine relativement tardive, sa disposition est superposée.

Nous trouvons donc toujours la même accélération basifuge. En outre, au lieu de dire que la trachée est repoussée et entraîne les masses vasculaires dans un mouvement compliqué, nous disons que, les vaisseaux alternes et intermédiaires disparaissant successivement, il ne se forme plus que des vaisseaux superposés.

Le genre *Nigella* est indiqué par Dangeard (1) parmi les exemples qui ont deux faisceaux vasculaires dans la radicule et quatre traces cotylédonaires dans l'hypocotyle. Nous venons de voir qu'il y a dans l'hypocotyle deux faisceaux vasculaires seulement qui sont précisément la continuation directe des faisceaux de la radicule.

Clematis Flammula. — Dans la radicule, les deux faisceaux criblés sont assez étroits, les deux faisceaux vasculaires, au contraire, sont larges, montrant plusieurs vaisseaux côte à côte, au contact du péricycle. Il en résulte un aspect particulier, car les faisceaux vasculaires arrivent à être plus larges que les faisceaux criblés.

Ces deux sortes de faisceaux sont continués dans l'hypocotyle sans changement notable jusque dans le voisinage des cotylédons.

Au-dessus, les deux faisceaux criblés s'élargissent, puis sont continués par deux demi-faisceaux criblés qui, s'écartant l'un de l'autre, vont chacun dans un cotylédon opposé.

Les faisceaux vasculaires se réfléchissent pour se continuer

(1) *Le Botaniste*, 1, p. 85.

chacun dans le cotylédon qui lui correspond, et, au début, la disposition alterne s'observe à la base du cotylédon (xa, fig. 139) aussi bien que dans l'hypocotyle.

C'est seulement à quelque distance de la base cotylédonaire que les deux demi-faisceaux criblés se montrent réunis, sur la ligne médiane, et que la disposition superposée se trouve réalisée en premier lieu.

Ranunculus parviflorus. — Dans cette plante, l'accélération basifuge se montre plus accentuée que dans *Nigella Damascæna*, aussi la phase alterne n'est plus représentée dans les cotylédons. La structure est d'ailleurs comparable à la précédente. L'appareil conducteur se compose de deux faisceaux criblés et de deux faisceaux vasculaires alternes qui, de la radicule, se continuent dans la plus grande partie de l'hypocotyle.

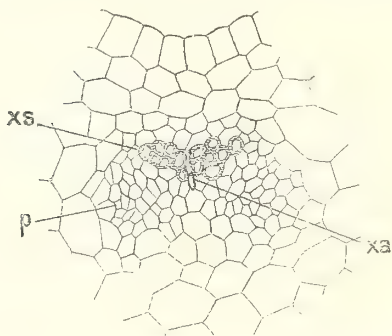


Fig. 139. — *Clematis Flammula.* — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon. — p, demi-faisceau criblé ; xa, vaisseaux alternes en voie de résorption ; xs, vaisseaux superposés.

Au voisinage des cotylédons, les deux faisceaux criblés sont continués chacun par deux demi-faisceaux criblés qui s'écartent assez brusquement l'un de l'autre pour se continuer à la manière habituelle, l'un dans le cotylédon antérieur, l'autre dans le cotylédon postérieur; mais leur écartement est tel que, très rapidement, chacun d'eux arrive à rejoindre, en dehors du faisceau vasculaire, le demi-faisceau criblé issu du côté opposé. Il en résulte que, dès la base du cotylédon, on trouve une masse criblée médiane d'apparence unique en dedans de laquelle les premiers vaisseaux qui apparaissent sont des vaisseaux superposés. En rapport avec la suppression des phases alterne et intermédiaire, on constate l'existence de cloisonnements secondaires qui se montrent en même temps que les premiers vaisseaux.

Au sommet de l'hypocotyle, la phase alterne est à peine représentée. C'est à quelque distance au-dessous de l'insertion

des cotylédons que l'on peut constater la présence de vaisseaux alternes auxquels font suite les vaisseaux intermédiaires et les vaisseaux superposés.

Dans *Anemone Pulsatilla*, *A. multifida* on trouve l'appareil conducteur formé de deux faisceaux criblés et de deux faisceaux vasculaires qui évoluent à peu près de la même manière que dans *Ranunculus parviflorus*.

ANONACÉES. — *Anona squamosa*. — Cette plante appartient au type si fréquent où les deux faisceaux criblés se continuent au voisinage des cotylédons, chacun par deux demi-faisceaux criblés, qui vont dans un cotylédon différent, tandis que les deux faisceaux vasculaires se continuent directement chacun dans le cotylédon au milieu duquel il correspond.

A la base des cotylédons, la phase primitive est encore représentée par un ou plusieurs vaisseaux alternes auxquels succèdent des vaisseaux intermédiaires et superposés.

MAGNOLIACÉES. — *Cercidiphyllum japonicum*. — Cette plante possède deux faisceaux criblés et deux faisceaux vasculaires alternes qui sont continués de la radicule jusqu'au sommet de l'hypocotyle.

Au-dessous des cotylédons, chaque faisceau criblé demeuré étroit, se continue par deux demi-faisceaux criblés qui vont, l'un dans un cotylédon, l'autre dans le cotylédon opposé. Les deux faisceaux vasculaires ont leurs vaisseaux disposés côte à côte en un groupe élargi et non en file radiale unique. Ces faisceaux se réfléchissent pour se continuer chacun dans le cotylédon qui lui correspond et, à la base, ils sont représentés par un groupe de vaisseaux situés sur la ligne médiane. De part et d'autre de ces vaisseaux se différencient ensuite quelques vaisseaux intermédiaires, puis des vaisseaux superposés, de sorte que la disposition superposée est très rapidement réalisée.

MONIMIACÉES. — *Calycanthus occidentalis*. — Dans la radicule il existe quatre faisceaux vasculaires (xa, fig. 140) et quatre faisceaux criblés alternes (p, fig. 140). Les faisceaux vasculaires, peu saillants vers l'intérieur, laissent au centre une grande moelle et quand chacun d'eux comprend une douzaine de vaisseaux différenciés, leur largeur est comparable à celle des faisceaux criblés.

Vers la base de la radicule, deux des faisceaux criblés cessent de se différencier, tandis que les deux autres, qui se trouvent diamétralement opposés, sont continués par deux demi-faisceaux criblés. Ces demi-faisceaux s'écartent l'un de l'autre progressivement, à mesure qu'on s'élève dans l'hypocotyle. Vers le milieu de l'hypocotyle ils offrent l'illusion de quatre faisceaux criblés (p, fig. 141) primitifs. En réalité, les demi-faisceaux, correspondant au même faisceau criblé primitif, demeurent dans toute la hauteur de l'hypocotyle un peu plus rapprochés entre eux qu'ils ne le sont des autres demi-faisceaux. C'est seulement au-dessous des cotylédons que, leur écartement s'accentuant davantage, ils se trouvent alors beaucoup plus éloignés entre eux qu'ils ne le sont de l'autre demi-faisceau, avec lequel ils se continuent, l'un dans le cotylédon antérieur, l'autre dans le cotylédon opposé. A la base du cotylédon, on a deux demi-faisceaux criblés, notablement écartés l'un de l'autre et qui correspondent chacun à une portion d'un faisceau criblé différent de la radicule. Il résulte de ce que nous venons de dire que des quatre faisceaux criblés de la radicule deux seulement sont continués dans les cotylédons.

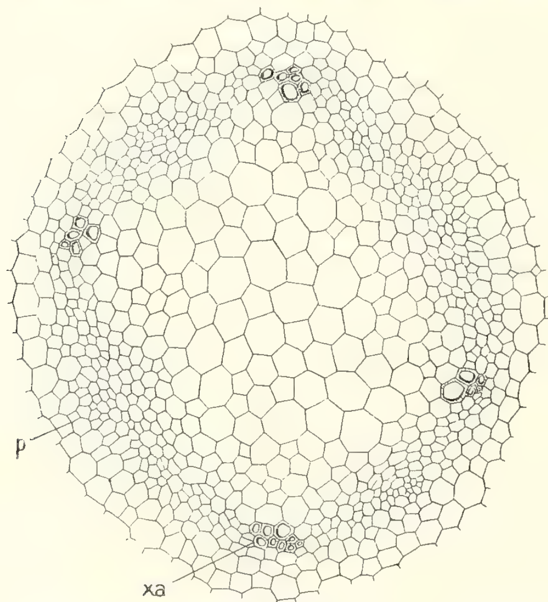


Fig. 140. — *Calycanthus occidentalis.* — Portion de coupe transversale de la radicule. — p, faisceau criblé primitif; xa, faisceau vasculaire alterne.

Les quatre faisceaux vasculaires, au contraire, sont continués tous jusque dans les cotylédons et ils se comportent tous d'une manière semblable, ce qui est un fait rare chez les Dicotylédones

qui ont quatre faisceaux vasculaires dans leur radicule. Après suppression de deux des faisceaux criblés primitifs, chaque faisceau vasculaire se trouve séparé de l'autre, d'une part par les deux demi-faisceaux criblés qui font suite à l'un des faisceaux criblés de la radicule, d'autre part par du conjonctif seulement faisant suite à l'autre faisceau criblé de la radicule qui a cessé d'être représenté.

Les vaisseaux alternes cessent eux-mêmes d'être représentés dès la base de l'hypocotyle, de sorte que les premiers

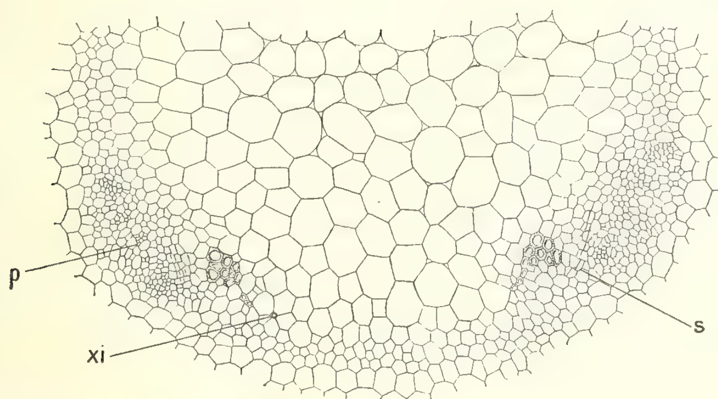


Fig. 141. — *Calycanthus occidentalis.* — Portion de coupe transversale de la région moyenne de l'hypocotyle. — p, demi-faisceau criblé ; xi, vaisseaux intermédiaires ; s, cloisonnements secondaires.

vaisseaux qui se différencient sont des vaisseaux intermédiaires. Il se produit ici une particularité intéressante en ce qu'elle semble en rapport avec la position spéciale des deux sortes de faisceaux. En effet, les vaisseaux intermédiaires, au lieu de se produire de part et d'autre de la direction centripète, comme cela a lieu d'ordinaire, ne se produisent que d'un seul côté (xi, fig. 141), et c'est précisément du côté où le demi-faisceau criblé se trouve au voisinage du faisceau vasculaire.

Vers le sommet de l'hypocotyle de la même plantule, les vaisseaux intermédiaires sont suivis de plusieurs vaisseaux superposés qui sont déjà différenciés en dedans de chacun des quatre demi-faisceaux criblés. L'accélération basifuge, dans cette plante, est telle que les premiers vaisseaux intermédiaires sont en voie de résorption et leur ensemble forme une bande

facile à voir à ce stade du développement. D'autre part, on constate aussi la présence de cloisonnements secondaires dans cette portion supérieure de l'hypocotyle. Ces cloisonnements (s, fig. 141) sont localisés en dedans de la portion criblée qui avoisine le faisceau vasculaire, l'autre portion du faisceau criblé en est encore dépourvue, ainsi qu'on peut l'observer même dans la région moyenne de l'hypocotyle.

Au niveau des cotylédons, les faisceaux vasculaires se réfléchissent pour se continuer dans leur intérieur. Deux des faisceaux vasculaires voisins vont dans le cotylédon antérieur, les deux autres vont dans le cotylédon postérieur. L'accélération basifuge étant plus marquée à la base des cotylédons, le nombre des vaisseaux superposés est plus grand qu'au sommet de l'hypocotyle ; par contre, le nombre des vaisseaux intermédiaires est plus réduit et peut même être nul, ces éléments ayant été résorbés complètement. Les cloisonnements secondaires existent entre les derniers tubes criblés et les vaisseaux superposés, qui forment ensemble deux groupes cribro-vasculaires nettement séparés l'un de l'autre à la base des cotylédons.

Parfois, on observe un ou deux vaisseaux de petit diamètre, situés entre les deux groupes criblés. Ces vaisseaux, qui semblent représenter là les vaisseaux alternes, peuvent même n'exister que dans un seul cotylédon.

Le *Calycanthus occidentalis* nous offre donc un type spécial dans lequel quatre faisceaux vasculaires se comportent d'une manière semblable, tandis que des quatre faisceaux criblés primitifs de la radicule deux seulement se comportent de la même manière, les deux autres ayant une manière d'être différente. Or, en général, ce sont les faisceaux criblés qui présentent entre eux cette similitude, tandis que les faisceaux vasculaires ont un développement très inégal. Ainsi il nous suffit de rappeler l'exemple de *Casuarina inophloia* où deux des faisceaux vasculaires opposés se continuent directement dans les cotylédons pour contribuer à la formation de leur nervure médiane, tandis que les deux autres faisceaux vasculaires présentent un arrêt de leur différenciation, suivi d'une accélération dans leur développement et contribuent à la formation des nervures latérales seulement.

MALVACÉES. — *Lavatera arborea.* — Quatre faisceaux criblés ainsi que quatre faisceaux vasculaires alternes se continuent de la radicule dans l'hypocotyle, sans changement notable.

Dans la région supérieure de l'hypocotyle, les deux faisceaux vasculaires intercotylédonaires présentent une accélération marquée. D'abord leurs premiers vaisseaux sont supprimés, puis les derniers vaisseaux alternes disparaissent ; un peu au-dessus, les vaisseaux intermédiaires sont supprimés eux-mêmes et, dès lors, ce sont les vaisseaux superposés qui apparaissent en premier lieu. Ces vaisseaux sont, comme d'ordinaire, répartis en deux groupes, de part et d'autre de la direction centripète primitive.

Au niveau marqué par les deux échancrures cotylédonaires, les deux autres faisceaux vasculaires ne sont plus représentés que par leurs derniers vaisseaux alternes, qui subsistent encore à la base même des cotylédons, mais seulement sur une hauteur très faible, au-dessus de laquelle il sont supprimés.

Les quatre faisceaux criblés sont continués dans la plus grande partie de l'hypocotyle. Au niveau où se produit la suppression des derniers vaisseaux alternes, des tubes criblés intermédiaires, puis superposés, se montrent en dehors de la place occupée au-dessous par les vaisseaux alternes et il en résulte que les deux faisceaux criblés, de chaque côté, se trouvent continués par un seul arc criblé très grand. Puis cet arc criblé est continué, après une faible hauteur, par deux faisceaux criblés dont l'écartement est assez brusque, chacun d'eux se continuant dans un cotylédon différent.

A la base du cotylédon, on retrouve deux de ces faisceaux criblés, peu écartés l'un de l'autre, et entre eux quelques vaisseaux alternes représentant l'un des deux faisceaux vasculaires cotylédonaires, les deux faisceaux vasculaires intercotylédonaires étant représentés seulement par quelques vaisseaux superposés.

A quelque distance de la base, les deux premiers faisceaux vasculaires ne sont plus eux-mêmes représentés que par leurs vaisseaux superposés qui forment ensemble un arc médian ayant en apparence une origine unique.

Malva sylvestris. — L'accélération est plus grande que dans *Lavatera arborea.*

Toutefois, à la base des cotylédons la phase alterne peut être encore représentée (xa, fig. 142).

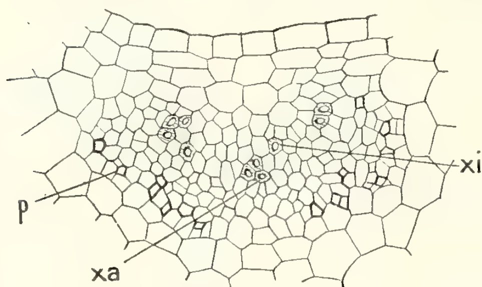


Fig. 142. — *Malva sylvestris.* — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon. — p, demi-faisceau criblé ; xa, vaisseaux alternes ; xi, vaisseaux intermédiaires.

HYPERICACÉES. — *Hypericum perforatum.* — Cette plante offre la disposition binaire et la phase alterne demeure représentée jusqu'au sommet de l'hypocotyle où se voient encore deux vaisseaux alternes (xa, fig. 143) profondément situés entre les demi-faisceaux criblés (p. fig. 143) qui continuent les faisceaux criblés primitifs.

Pendant leur trajet vers les cotylédons, les faisceaux subissent une accélération plus grande, de sorte qu'à la base des cotylédons, parmi les vaisseaux groupés profondément dans la région médiane, on peut bien encore regarder l'un de ces vaisseaux comme un vaisseau alterne (xa, fig. 144), mais les cellules du conjonctif situées en dehors de ce vaisseau ne tardent pas à se cloisonner, et la disposition primitive est

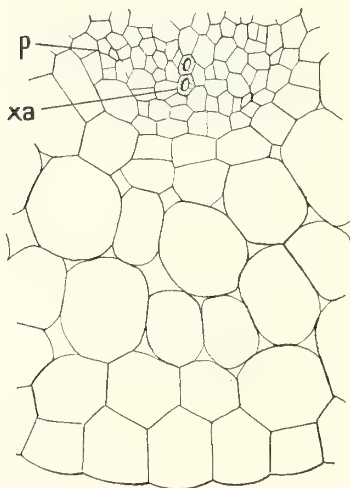


Fig. 143. — *Hypericum perforatum.* — Portion de coupe transversale du sommet de l'hypocotyle. — p, demi-faisceau criblé ; xa, vaisseaux alternes.

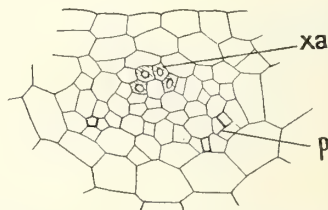


Fig. 144. — *Hypericum perforatum.* — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon. — p, demi-faisceau criblé ; xa, vaisseaux alternes.

masquée complètement par les formations auxquelles ces cloisonnements donnent naissance.

Buxées. — *Buxus sempervirens.* — La radicule possède quatre faisceaux criblés et quatre faisceaux vasculaires assez larges qui se continuent dans l'hypocotyle en demeurant à peu près semblables sur la plus grande partie de sa hauteur.

Au voisinage du sommet, les deux faisceaux vasculaires intercotylédonaires subissent une accélération qui se traduit par la suppression de leurs éléments primitifs. Les deux autres faisceaux vasculaires sont continués jusque dans les cotylédons au milieu desquels ils correspondent. A la base des cotylédons, ces faisceaux sont représentés, au début, par quelques vaisseaux alternes, mais sur une faible hauteur seulement, parce que plus haut les vaisseaux alternes sont supprimés et, en dehors de la place occupée au-dessous par ces éléments, se montrent des tubes criblés.

Les quatre faisceaux criblés accompagnent deux par deux, dans les cotylédons, les faisceaux vasculaires situés entre eux. A la base de ces cotylédons, les deux faisceaux criblés se trouvent peu écartés l'un de l'autre et, dès que les vaisseaux alternes sont supprimés, ces faisceaux criblés se montrent réunis l'un à l'autre, sur la ligne médiane, formant un large groupe criblé médian d'apparence unique.

Désormais les vaisseaux qui se différencient sont des vaisseaux superposés.

Le développement des faisceaux caulinaires montre un cas intéressant d'accélération basifuge. Au-dessus de l'insertion des cotylédons, dans la gemmule, on voit bientôt apparaître deux arcs criblés. Au milieu de ces arcs et en dedans d'eux on voit peu après se différencier un premier vaisseau, puis un second vaisseau. Ces vaisseaux vont constituer la continuation des deux faisceaux vasculaires intercotylédonaires dont nous avons signalé la suppression au-dessous des cotylédons.

Le raccordement entre ces deux formations vasculaires se fait de proche en proche, à mesure que se poursuit la différenciation de ces vaisseaux superposés qui se fait de haut en bas.

D'autre part, au niveau où le faisceau vasculaire intercotylé-

donaire était réduit à un seul vaisseau alterne, des cloisonnements se produisent en dehors de ce vaisseau et donnent naissance à des tubes criblés, puis à des vaisseaux dont la différenciation achève le raccordement. Dans sa partie supérieure, le faisceau intercotylédonaire n'est donc représenté que dans sa phase superposée, ses phases primitives ayant été supprimées.

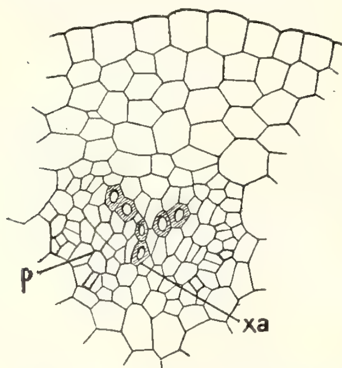


Fig. 145. — *Helianthemum pulverulentum.* — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon où la disposition alterne s'observe encore nettement malgré le rapprochement des deux groupes criblés p.

Cistées. — *Helianthemum pulverulentum* nous a montré la succession des diverses phases dans l'hypocotyle et même dans le cotylédon (fig. 145).

Passiflorées. — Nous citerons *Passiflora senegalensis* comme exemple de plante présentant jusque dans ses cotylédons la persistance de la phase alterne (xa, fig. 146).

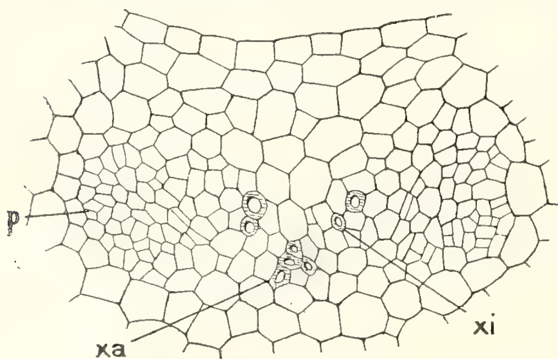


Fig. 146. — *Passiflora senegalensis.* — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon, montrant les vaisseaux alternes xa situés au voisinage du bord externe des groupes criblés.



Fig. 147. — *Frankenia pulverulenta.* — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon. — p, demi-faisceau criblé ; xa, vaisseau alterne.

Tamaricacées. — *Frankenia pulverulenta.* — La disposition alterne subsiste très nettement jusque dans les cotylédons.

Les deux faisceaux vasculaires forment ensemble, dans la radicule, une bande diamétrale complète qui se continue dans

une grande partie de l'hypocotyle. Ces deux faisceaux sont représentés, à la base des cotylédons, par plusieurs vaisseaux alternes (xa, fig. 147). Les deux demi-faisceaux criblés primitifs, à partir du sommet de l'hypocotyle, demeurent écartés l'un de l'autre sur une certaine hauteur dans la base des cotylédons.

Les vaisseaux intermédiaires se différencient ensuite, puis les vaisseaux superposés et même après l'apparition des formations secondaires, l'alternance primitive demeure visible à la base des cotylédons.

RÉSÉDACÉES. — *Caylussa abyssinica.* — Les deux faisceaux criblés, dans la radicule, sont étroits et demeurent un certain temps réduits chacun à un seul tube criblé. Vers le sommet de l'hypocotyle, les faisceaux se montrent plus larges et se continuent dans les cotylédons chacun par deux demi-faisceaux.

Les faisceaux vasculaires qui forment, de bonne heure, dans la radicule une bande diamétrale complète ont leur vaisseaux disposés en deux rangées dans l'hypocotyle et se continuent dans les cotylédons directement.

A la base des cotylédons, la disposition primitive est représentée très nettement, parce que les vaisseaux alternes sont situés vers l'extérieur, correspondant aux premiers vaisseaux de l'hypocotyle.

En outre, l'écartement des demi-faisceaux criblés est très grand et l'orientation des formations secondaires est presque perpendiculaire au plan médian des cotylédons par suite de la grande inclinaison des demi-faisceaux criblés. Il en résulte que les groupes criblés demeurent séparés, même après production des éléments secondaires, les deux groupes cribro-vasculaires qui se forment étant opposés l'un à l'autre par leurs vaisseaux.

Reseda odorata rappelle beaucoup la disposition offerte par *Caylussa abyssinica*, mais l'accélération basifuge y est plus marquée ; aussi convient-il de préférer la première pour l'étude du développement.

CRUCIFÈRES. — *Raphanus sativus.* — C'est sur cette plante que nous avons suivi, pour la première fois, les diverses phases du développement de l'appareil conducteur. Nous l'avons citée comme exemple dans notre première communication à l'Aca-

démie des sciences, mais nous n'avons fait à son sujet qu'une description générale. Sa radicule possède deux faisceaux criblés qui présentent cette particularité. Chacun d'eux est formé, pendant un certain temps, par un seul tube criblé à section rectangulaire, qui se montre encastré régulièrement dans l'assise péricyclique. Il y a aussi dans la radicule deux faisceaux vasculaires alternes qui sont continués, ainsi que les deux faisceaux criblés, jusqu'au sommet de l'hypocotyle.

Au-dessus, les deux faisceaux criblés sont continués chacun par deux demi-faisceaux criblés qui vont, l'un dans le cotylédon antérieur, l'autre dans le cotylédon postérieur, tandis que chaque faisceau vasculaire est continué dans le cotylédon au plan médian duquel il correspond.

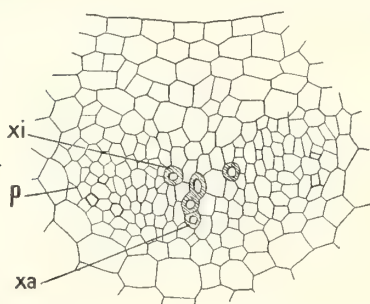


Fig. 148. — *Raphanus sativus.* — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon. — p, demi-faisceau criblé ; xa, vaisseaux alternes ; xi, vaisseau intermédiaire.

Dans la radicule, ces faisceaux vasculaires ont leurs vaisseaux alternes disposés radialement et, ultérieurement, ils forment ensemble une bande diamétrale complète.

Dans l'hypocotyle, les vaisseaux alternes ne se rejoignent pas au centre. Au sommet surtout, le nombre de ces vaisseaux est beaucoup réduit et souvent on ne trouve, à ce niveau, que deux ou trois vaisseaux alternes pour chaque faisceau.

La réduction s'accentue à mesure qu'on s'élève, de sorte qu'à la base du cotylédon la phase alterne est encore moins bien représentée. Nous avons choisi un exemple parmi ceux qui montrent le mieux la disposition alterne. On voit qu'il offre encore trois vaisseaux alternes régulièrement situés en file radiale (xa, fig. 148). Cette disposition ne subsiste d'ailleurs que sur une faible hauteur à partir de la base du cotylédon. Au-dessus, les vaisseaux alternes, dont le nombre se réduit progressivement, ne sont plus du tout représentés. Des tubes criblés intermédiaires, puis superposés, se différenciant, forment ensemble un faisceau criblé médian d'apparence unique, en dedans

duquel se montrent ensuite les premiers vaisseaux superposés.

Plus tard, à la base des cotylédons, des vaisseaux intermédiaires (xi, fig. 148) se montrent de part et d'autre des vaisseaux alternes, puis ensuite des vaisseaux superposés apparaissent.

Brassica oleracea. — Les deux faisceaux criblés sont assez étalés dans la radicule ; ils se continuent dans l'hypocotyle et, au sommet, ils se montrent encore plus étalés. Les deux faisceaux vasculaires sont formés de vaisseaux alternes disposés en file radiale dans la radicule, où ils arrivent à former ensemble une bande diamétrale complète. Ces deux faisceaux sont continués dans l'hypocotyle, puis chacun pénètre dans le cotylédon qui lui correspond.

Au sommet de l'hypocotyle, les deux faisceaux criblés sont continués chacun par trois fascicules, l'un médian et deux latéraux.

Les deux fascicules latéraux accompagnent dans les cotylédons les faisceaux vasculaires auxquels ils sont accolés, tandis que le fascicule médian est continué lui-même par deux portions qui s'infléchissent assez brusquement pour constituer les nervures latérales des cotylédons.

Il semble exister peu de constance dans la disposition de ces nervures latérales. Dans un exemplaire, le fascicule moyen d'un côté n'est pas représenté et les cotylédons sont dépourvus de nervures latérales du côté correspondant, tandis qu'ils ont une nervure latérale du côté opposé. Un autre exemplaire montre un cotylédon ayant deux nervures latérales, l'autre n'en ayant qu'une seule, par suite du non-dédoublement d'un fascicule moyen.

Les fascicules correspondant aux nervures latérales s'isolent avant leur entrée dans les cotylédons et, contrairement à ce qui a lieu dans les Composées, par exemple, ces nervures latérales ont une différenciation moins avancée que celle des nervures médianes. En effet, elles ne montrent encore aucun vaisseau différencié alors que la nervure médiane possède déjà sept à huit vaisseaux bien lignifiés.

A la base du cotylédon, la nervure médiane offre quatre à à cinq vaisseaux alternes (xa, fig. 149) disposés ordinairement

en une file médiane. Par conséquent la phase alterne est bien représentée dans cette plante.

Ensuite, de part et d'autre de ces derniers vaisseaux se différencient d'autres vaisseaux qui sont d'autant plus rapidement superposés que les deux fascicules criblés (p, fig. 149) ont une orientation fortement inclinée en dedans, presque parallèle au plan médian du cotylédon, et les cloisonnements secondaires apparaissent.

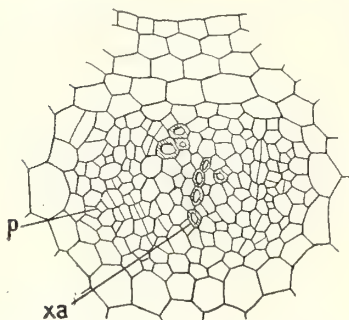


Fig. 149. — *Brassica oleracea.* — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon. — p, demi-faisceau criblé; xa, vaisseaux alternes en file radiale.

Alyssum maritimum. — Cette plante offre aussi une persistance de la disposition alterne jusque dans ses cotylédons, quoique le nombre des vaisseaux alternes y soit moins élevé. En outre, les deux faisceaux criblés au sommet de l'hypocotyle sont continués chacun par deux demi-faisceaux criblés seulement qui vont aux cotylédons. Il n'y a pas de fascicule médian prenant naissance au-dessous des cotylédons, comme dans le *Brassica oleracea.*

Ricotia Lunaria. — La disposition du système conducteur rappelle celle de *Brassica oleracea.* Les deux faisceaux criblés se continuent de la radicule dans l'hypocotyle, au sommet duquel ils sont continués chacun par deux demi-faisceaux qui, à la base du cotylédon, sont continués à leur tour par une portion qui va contribuer à la formation de la nervure latérale et par une portion plus grande qui accompagne le faisceau vasculaire pour former la nervure médiane.

Les deux faisceaux vasculaires sont continués directement de la radicule dans l'hypocotyle et dans les cotylédons à la base desquels ils sont représentés, au début, par deux à cinq vaisseaux (xa, fig. 150) groupés plus ou moins irrégulièrement sur la ligne médiane.

Ensuite, les vaisseaux intermédiaires, puis superposés, se différencient et des cloisonnements secondaires se produisent. On peut voir ces cloisonnements se produire dans la bande de

conjonctif qui sépare les deux groupes criblés, en dehors des vaisseaux alternes, alors que ces vaisseaux demeurent encore bien distincts.

Lunaria annua. — Cette plante appartient au même type que les autres Crucifères déjà citées.

Ses deux faisceaux criblés sont continués, au-dessous des cotylédons, chacun par deux demi-faisceaux criblés qui ne divergent pas immédiatement, mais seulement après un faible parcours dans l'hypocotyle.

Les deux faisceaux vasculaires se continuent directement jusque dans les cotylédons, à la base desquels ils sont représentés par trois ou quatre vaisseaux alternes disposés en file radiale. Ces vaisseaux sont situés vers le bord interne des demi-faisceaux criblés, laissant en dehors d'eux un large espace de conjonctif qui, au début, sépare les deux demi-faisceaux criblés.

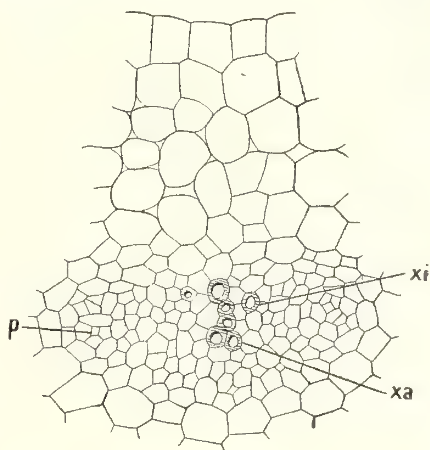


Fig. 150. — *Ricotia Lunaria.* — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon. — p, demi-faisceau criblé ; xa, vaisseaux alternes ; xi, vaisseau intermédiaire.

Au niveau où il pénètre dans le cotylédon, le faisceau criblé se continue en un fascicule qui contribue à la formation de la nervure latérale et en une portion plus grande qui fait partie de la nervure médiane.

L'apparition des vaisseaux dans cette nervure latérale se fait assez tardivement. D'abord les vaisseaux intermédiaires, puis quelques vaisseaux superposés se différencient dans la nervure médiane, et l'on peut compter dans cette nervure une dizaine de vaisseaux avant que paraisse le premier vaisseau dans la nervure latérale qui ne possède, bien entendu, que des vaisseaux superposés.

Dans la suite du développement, les formations secondaires prennent une certaine importance, à la base des cotylédons, et l'on a finalement un massif cribro-vasculaire médian

dans lequel la disposition primitive n'est plus facile à reconnaitre.

Braya supina. — La disposition en file radiale des vaisseaux alternes est conservée dans l'hypocotyle, mais à la base des cotylédons on ne trouve plus que quelques vaisseaux représentant la première phase et n'offrant pas la disposition en file radiale caractéristique. Toutefois l'alternance y demeure très nette, par suite de l'écartement que présentent les deux demi-faisceaux criblés.

Arabis alpina. — Même disposition que dans les exemples précédents. De part et d'autre des vaisseaux alternes, les cloisonnements secondaires qui se montrent à la base des cotylédons ont une orientation inclinée, aussi les vaisseaux intermédiaires sont peu distincts. Presque tous les vaisseaux qui apparaissent après les vaisseaux médians sont superposés.

Biscutella ciliata. — La phase alterne est représentée, à la base des cotylédons, par deux à trois vaisseaux disposés en file radiale, suivis aussitôt de vaisseaux intermédiaires et superposés.

CAPPARIDÉES. — *Cleome arborea.* — Les deux faisceaux criblés se continuent de la radicule jusqu'au sommet de l'hypocotyle et c'est seulement au voisinage des cotylédons que chacun d'eux est continué par deux demi-faisceaux criblés qui divergent brusquement, pour se continuer dans un cotylédon différent.

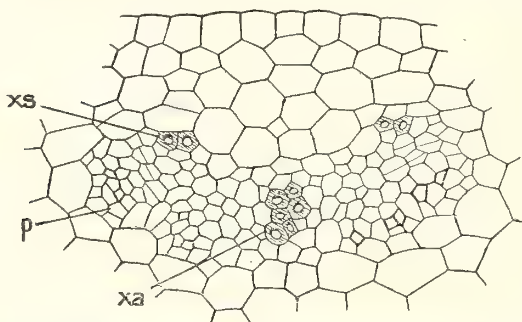


Fig. 151. — *Cleome arborea.* — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon. — p, demi-faisceau criblé ; xa, vaisseaux alternes ; xs, vaisseaux superposés.

Les deux faisceaux vasculaires sont formés de vaisseaux alternes disposés en une file unique, qui arrivent à former une bande diamétrale complète dans la radicule. Ces faisceaux vasculaires sont continués directement dans l'hypocotyle et dans les cotylédons où, au début, ils sont représentés par un groupe de vaisseaux alternes (xa, fig. 151).

A la base des cotylédons, les demi-faisceaux criblés (p, fig. 151) sont notablement écartés l'un de l'autre, de sorte que la phase alterne est nettement représentée. Ensuite des vaisseaux nouveaux (xs, fig. 151) se montrent de part et d'autre des vaisseaux précédents, mais à une certaine distance, de façon que la phase intermédiaire n'est pas aussi nettement représentée, la superposition des deux sortes d'éléments conducteurs paraissant réalisée assez brusquement.

Papavéracées. — *Glaucium flavum.* — Au début, les deux faisceaux vasculaires de la radicule se continuent tels quels dans la plus grande partie de l'hypocotyle. Ils sont formés chacun de deux vaisseaux alternes, mais on peut déjà distinguer les autres vaisseaux alternes, qui ne sont pas encore différenciés, parce qu'ils ont un diamètre supérieur aux cellules qui les avoisinent et sont rangés en une ligne diamétrale assez régulière.

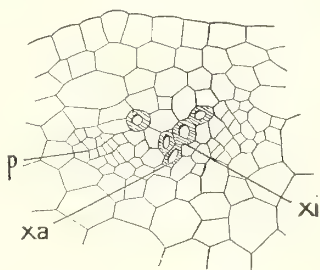


Fig. 152. — *Glaucium flavum.* — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon. — p, demi-faisceau criblé ; xa, vaisseaux alternes ; xi, vaisseau intermédiaire.

Les deux faisceaux criblés qui alternent avec eux ont une forme presque circulaire qu'ils conservent jusqu'au voisinage des cotylédons. Là, ils sont continués chacun par deux demi-faisceaux criblés, qui s'écartent brusquement l'un de l'autre pour se continuer dans le cotylédon situé du côté qui leur correspond.

A la base du cotylédon, on retrouve donc deux demi-faisceaux criblés qui correspondent chacun (p, fig. 152) à la moitié d'un faisceau différent de la radicule. Entre ces demi-faisceaux se montrent d'abord quelques vaisseaux alternes (xa, fig. 152), parfois placés en file radiale, représentant le faisceau vasculaire qui de la radicule se trouve ainsi continué directement jusque-là.

Très rapidement, les vaisseaux intermédiaires (xi, fig. 152) se différencient de part et d'autre des derniers vaisseaux alternes, de sorte que, dans une plantule qui a seulement deux vaisseaux différenciés pour chaque faisceau dans son hypocotyle, on trouve déjà quatre à six vaisseaux différenciés à la

base du cotylédon. C'est non point le résultat d'un dédoublement du faisceau alterne, comme on le croyait, mais la preuve de l'existence de l'accélération basifuge que nous constatons dans toutes nos plantules.

Ensuite apparaîtront les vaisseaux superposés et les formations secondaires, tandis qu'au-dessous, dans l'hypocotyle, ces formations se formeront seulement plus tard.

A la base du cotylédon épanoui, on peut donc constater l'alternance des vaisseaux et des tubes criblés, mais à quelque distance de la base cette alternance n'est plus représentée ; c'est la disposition superposée qui existe seule. D'ailleurs, l'alternance se montre avec une netteté souvent très inégale. Ainsi, au début du développement, le faisceau vasculaire peut être représenté par trois vaisseaux alternes placés en file radiale dans un cotylédon, tandis que dans l'autre cotylédon de la même plantule, il peut n'être représenté que par un seul vaisseau alterne placé vers le bord interne des demi-faisceaux criblés.

Géraniacées. — *Impatiens Balsamina.* — La radicule possède quatre faisceaux criblés et quatre faisceaux vasculaires alternes qui prennent un accroissement rapide. De très bonne heure naissent, à la base même de la radicule, plusieurs radicelles. Ces radicelles, d'ordinaire au nombre de quatre, sont également espacées et se trouvent dans le même plan transversal. L'accroissement rapide des faisceaux vasculaires, à ce niveau, est en rapport avec la production précoce de ces radicelles.

Au-dessus de ces radicelles, le système vasculaire est moins développé. Dans chaque faisceau, le nombre des vaisseaux à la base de l'hypocotyle est moins élevé que dans la radicule, les vaisseaux externes en particulier ne sont plus représentés.

Sur des exemplaires très jeunes, on constate que cette région basilaire de l'hypocotyle subit d'ordinaire un retard dans le développement. Ainsi certains des faisceaux vasculaires ne sont encore représentés par aucun vaisseau différencié, alors que plus haut et plus bas ces mêmes faisceaux ont un ou plusieurs vaisseaux différenciés.

Les faisceaux vasculaires sont continués de la radicule dans

l'hypocotyle, de même que les faisceaux criblés qui, s'étalant beaucoup, occupent presque tout l'espace compris entre les faisceaux vasculaires.

Au niveau des cotylédons, les deux faisceaux vasculaires qui correspondent au plan médian des cotylédons, que nous distinguerons sous le nom de faisceaux cotylédonaires, se réfléchissent en se continuant dans la base de ces cotylédons, où ils se montrent représentés, au début, par un ou deux vaisseaux alternes situés un peu plus profondément que les premiers tubes criblés.

Les deux autres faisceaux vasculaires situés en croix avec les premiers, ou faisceaux intercotylédonaires, présentent une accélération plus grande; leurs vaisseaux alternes sont supprimés et leurs vaisseaux intermédiaires qui les continuent se montrent écartés les uns des autres. Puis ils sont continués à leur tour par des vaisseaux superposés qui, dans chaque faisceau, forment de part et d'autre de la direction centripète primitive un groupe de plus en plus écarté, pour se continuer aussi dans le cotylédon situé du côté qui leur correspond.

Les faisceaux criblés de l'hypocotyle sont continués aussi dans les cotylédons, accompagnant deux par deux le faisceau cotylédonaire situé entre eux.

A la base du cotylédon, on a donc un faisceau vasculaire médian, représenté par un ou plusieurs vaisseaux alternes, qui est la continuation d'un faisceau primitif de l'hypocotyle et de la radicule. De part et d'autre, un faisceau criblé, continuation d'un faisceau criblé de l'hypocotyle et de la radicule.

Chaque faisceau criblé, très étalé, est peu épais, surtout dans sa portion voisine de la ligne médiane, tandis que sa portion opposée a une épaisseur plus grande due à ce que cette portion du faisceau criblé a subi une accélération dans son développement. Des tubes criblés intermédiaires et même superposés ont déjà pris naissance, en effet, dans cette portion du faisceau criblé.

Dans l'hypocotyle, chaque faisceau criblé était homogène et composé, à l'état jeune, d'une assise incomplète de tubes criblés. Mais à partir du niveau où les vaisseaux intermédiaires et superposés se sont différenciés, la portion latérale du

faisceau criblé présente une accélération correspondante, le nombre de ses tubes criblés augmente et, entre ses tubes criblés et les derniers vaisseaux, des cloisonnements secondaires apparaissent.

A la base même du cotylédon, nous avons donc un faisceau criblé qui est la continuation d'un faisceau criblé primitif de la radicule. Ce faisceau est demeuré indivis, par conséquent il offre une autonomie jusqu'ici complète. Toutefois, une portion (p', fig. 153) acquiert une avance évidente qui se manifeste

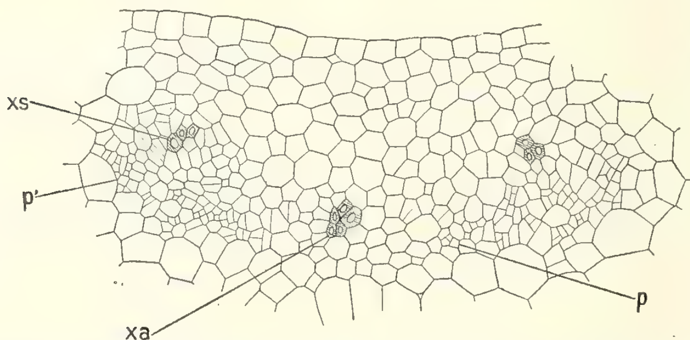


Fig. 153. — *Impatiens Balsamina.* — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon. — p, faisceau criblé; xa, faisceau vasculaire alterne, continuant le faisceau de la radicule situé dans le plan médian du cotylédon ; xs, vaisseaux superposés continuant l'autre faisceau de la radicule ; p, portion du faisceau criblé voisine de la ligne médiane ; p', portion latérale du faisceau criblé qui offre déjà des cloisonnements secondaires.

par son épaississement, dû à la différenciation de tubes criblés intermédiaires et superposés, et enfin par la présence des cloisonnements secondaires qui apparaissent entre ces dernières et les vaisseaux superposés (xs, fig. 153).

Cette portion latérale du faisceau criblé correspond à la nervure latérale, tandis que l'autre portion (p, fig. 153) correspond à la nervure médiane. Ces deux portions, en effet, se montrent écartées l'une de l'autre à quelque distance de la base et l'on peut distinguer nettement alors un groupe cribro-vasculaire qui constitue la nervure latérale, tandis que la nervure médiane est constituée par des éléments criblés et vasculaires chez lesquels l'état primitif, caractérisé par la disposition alterne, a persisté.

Cette différence entre les deux portions d'un même faisceau

criblé est très évidente sur des plantules dont les cotylédons ne sont pas encore épanouis (fig. 153).

Elle se manifeste encore, quand les cotylédons sont épanouis. Mais plus tard, cette différence disparaît graduellement, la portion qui correspond à la nervure médiane acquérant, dans la suite, un développement plus grand que les nervures latérales.

Dans chaque cotylédon, la nervure médiane est donc formée par la continuation du faisceau vasculaire cotylédonaire et, pour la partie criblée, par la continuation d'une grande partie

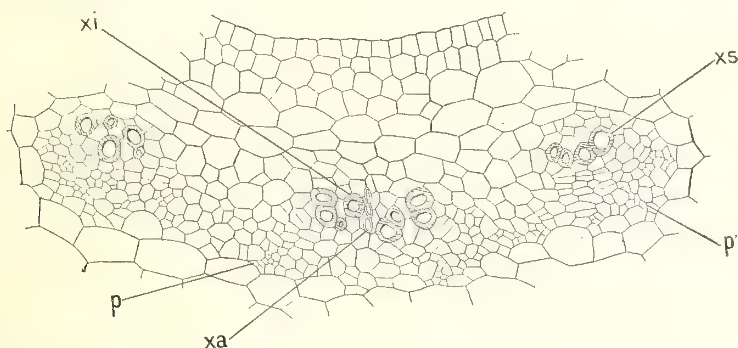


Fig. 154. — *Impatiens Balsamina*. — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon. — État plus âgé que le précédent (fig. 153). — xa, vaisseaux alternes en voie de résorption ; xi, vaisseaux intermédiaires ; xs, vaisseaux superposés, qui sont continués avec la portion p' du faisceau criblé dans la nervure latérale.

de deux faisceaux criblés primitifs. L'autre partie de ces faisceaux criblés primitifs correspond à la nervure latérale, tandis que les faisceaux vasculaires intercotylédonaires correspondent exclusivement à ces nervures latérales.

Pelargonium capitatum. — Dans la radicule, les deux faisceaux criblés sont assez étalés, tandis que les deux faisceaux vasculaires, au contraire, arrivent à se toucher au centre en formant ensemble une bande diamétrale étroite.

A l'état jeune, ces deux sortes de faisceaux sont continués dans l'hypocotyle. Au-dessous des cotylédons, les deux faisceaux criblés sont continués chacun par deux demi-faisceaux criblés qui s'écartent l'un de l'autre pour se rendre chacun dans un cotylédon différent.

Les faisceaux vasculaires sont continués directement dans le cotylédon qui leur correspond.

A la base du cotylédon, chaque faisceau vasculaire est d'abord représenté par deux ou trois vaisseaux alternes (xa, fig. 155), puis, de part et d'autre de ces vaisseaux, il se montre un ou plusieurs vaisseaux intermédiaires (xi, fig. 155), d'ordinaire séparés des précédents par quelques cellules de parenchyme, en même temps qu'apparaissent les cloisonnements qui vont donner naissance aux formations secondaires. Les demi-faisceaux criblés sont très écartés l'un de l'autre à la base, mais à quelque distance de la base les vaisseaux alternes ne sont plus représentés, les premiers vaisseaux qui apparaissent sont des vaisseaux intermédiaires situés en ligne transversale assez régulière.

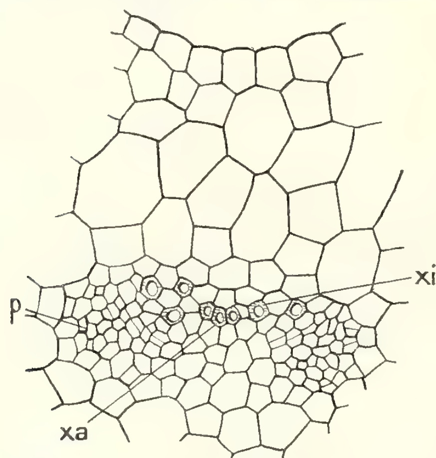


Fig. 155. — *Pelargonium capitatum.* — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon. — p, demi-faisceau criblé; xa, vaisseau alterne ; xi, vaisseau intermédiaire.

Linées. — *Linum campanulatum.* — Les premiers vaisseaux des faisceaux radiculaires sont groupés et non disposés en file unique. Ils se continuent dans l'hypocotyle où leur phase alterne est représentée jusqu'au sommet. Mais par suite de l'accélération qu'ils subissent, cette première phase n'est plus représentée à la base des cotylédons.

Les deux faisceaux criblés primitifs sont continués chacun par deux demi-faisceaux criblés qui, du sommet de l'hypocotyle, vont aux cotylédons, se continuant eux-mêmes, dès la base, en un fascicule qui contribue à la formation d'une nervure latérale et en une portion plus grande qui prend part à la formation de la nervure médiane.

Dans cette nervure médiane, les deux groupes criblés demeurent, sur une certaine hauteur, séparés l'un de l'autre, et un certain nombre de vaisseaux se montrent profondément situés dans l'espace qui les sépare.

Mais ces vaisseaux sont des vaisseaux intermédiaires, puis

superposés, les vaisseaux alternes ne sont pas représentés. Les premiers vaisseaux qui se montrent dans la nervure latérale sont des vaisseaux superposés.

Caryophyllées. — Les diverses types de cette famille dont nous avons suivi le développement nous ont montré une assez grande uniformité. Gérard a étudié *Silene inflata* et *Lychnis Githago* qui montrent une accélération un peu plus grande que les espèces que nous avons choisies.

Arenaria montana. — Dans la radicule, les deux faisceaux criblés sont peu étalés, tandis que les deux faisceaux vasculaires arrivent à former ensemble une bande diamétrale.

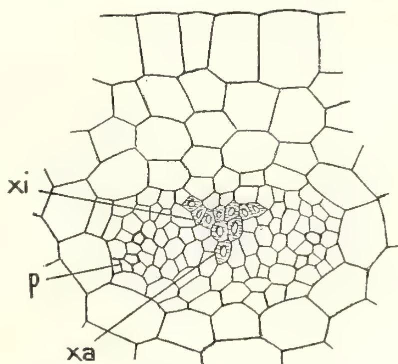


Fig. 156. — *Arenaria montana.* — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon. — p, demi-faisceau criblé ; xa, vaisseaux alternes ; xi, vaisseaux intermédiaires.

Les deux faisceaux criblés se continuent dans l'hypocotyle et, au niveau des cotylédons, sont continués chacun par deux demi-faisceaux criblés qui s'écartent brusquement pour se rendre dans les cotylédons, où ils se montrent séparés sur une certaine longueur.

Les deux faisceaux vasculaires se continuent de la radicule dans tout l'hypocotyle et dans les cotylédons où ils sont représentés d'abord par plusieurs vaisseaux disposés en file radiale sur la ligne médiane.

A la base du cotylédon, on a donc, au début, une alternance très nette des tubes criblés (p, fig. 156) et des premiers vaisseaux (xa, fig. 156). Ensuite, de nouveaux vaisseaux (xi, fig. 156) se différencient de part et d'autre des précédents et l'on a bientôt cet aspect en V tant de fois décrit par les observateurs précédents.

Comme les deux demi-faisceaux criblés se montrent un peu inclinés, la superposition des vaisseaux et des tubes criblés se trouve plus vite réalisée. Quand les vaisseaux superposés se différencient, il existe déjà des cloisonnements secondaires. Ces cloisonnements se montrent, non seulement entre les vaisseaux

superposés et les tubes criblés, mais ils se produisent aussi en dehors des vaisseaux alternes, annonçant la formation ultérieure d'un arc cribro-vasculaire qui sera médian et unique, la succession de ces diverses formations s'accomplissant de la même manière que dans la racine, avec cette seule différence qu'elles apparaissent de très bonne heure dans les cotylédons, avant leur épanouissement complet, tandis qu'elles ne se montreront que beaucoup plus tard dans l'hypocotyle, et plus tard encore dans la radicule.

Dans *Arenaria liniflora* nous avons constaté un développement semblable, l'alternance au début est représentée très nettement à la base des cotylédons.

Silene rupestris. — Les deux faisceaux vasculaires sont continués aussi jusque dans les cotylédons, mais ils ne sont représentés que par un ou deux vaisseaux alternes qui sont situés au voisinage du bord interne des demi-faisceaux criblés, de telle sorte que l'alternance est moins marquée que dans *Arenaria.*

Saponaria ocimoides. — C'est encore la même marche du développement. On peut observer, depuis la radicule jusque dans le cotylédon, la disposition alterne qui est bien représentée.

A la base du cotylédon, les deux demi-faisceaux criblés, qui correspondent à la moitié des deux faisceaux criblés de la radicule, sont très écartés l'un de l'autre. Entre eux, le faisceau vasculaire est représenté, à un moment donné, par quatre vaisseaux groupés qui sont en alternance, mais quand les vaisseaux nouveaux sont différenciés, l'on a en apparence deux groupes cribro-vasculaires opposés l'un à l'autre par leur xylème, tandis qu'en réalité on a bien deux demi-faisceaux criblés, correspondant à l'origine à des faisceaux différents, et un seul faisceau vasculaire.

Plus tard, les deux groupes criblés se montrent avec une orientation moins radiale, mais l'alternance demeure cependant des plus marquées et cette plantule constitue un bon exemple pour l'étude de la succession des diverses phases dans les cotylédons.

Nous avons étudié aussi *Spergularia diandra* qui montre dans ses cotylédons des vaisseaux alternes situés au contact de l'assise qui borde extérieurement les demi-faisceaux criblés.

Tunica prolifera présente aussi la disposition alterne des vaisseaux jusque dans les cotylédons.

RUTACÉES. — Parmi les plantes de cette famille, nous avons étudié *Ruta graveolens* qui présente dans la portion basilaire de ses cotylédons la succession très nette des différentes formations vasculaires; la phase alterne en particulier y étant bien représentée (xa, fig. 157).

SAPINDACÉES. — *Kœlreuteria paniculata.* — Cette plante possède dans sa radicule quatre faisceaux criblés très étalés dans une stèle très large. Les quatre faisceaux vasculaires alternes sont relativement étroits quoique formés de plusieurs rangées radiales de vaisseaux.

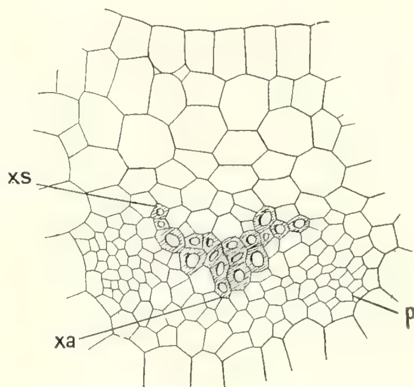


Fig. 157. — *Ruta graveolens.* — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon. — L'alternance des premiers vaisseaux xa est bien marquée et de part et d'autre sont différenciés les vaisseaux intermédiaires et les vaisseaux superposés xs.

A une petite distance de la base de l'hypocotyle, il se produit une grande accélération qui se traduit par la suppression rapide des vaisseaux alternes, de sorte que, dans la plus grande partie de l'hypocotyle, les phases primitives ne sont pas représentées.

LÉGUMINEUSES. — *Lathyrus odoratus.* — Cette espèce a été étudiée par Gérard qui confirme les résultats énoncés auparavant par M. Dodel (1) et par Goldsmith (2).

Décrivant le passage de l'hypocotyle à la tige épicotylée et considérant spécialement la partie profonde des faisceaux vasculaires, il dit à propos de ces derniers : « Ils traversent le nœud cotylédonaire et pénètrent tels quels dans le premier entrenœud. On les retrouve au centre et ils donnent à la tige un aspect d'autant plus spécial qu'ils ne changent rien à leur mode de genèse centripète. »

Si cette persistance de la disposition primitive dans la tige

(1) *Loc. cit.*
(2) *Loc. cit.*

épicotylée d'une Dicotylédone existait, l'interprétation que nous soutenons recevrait de ce fait une confirmation éclatante et nul plus que nous ne serait tenté de la mettre en évidence.

Mais cette persistance n'est pas aussi complète. Au contraire, l'accélération est assez grande, et dans *L. odoratus* en particulier la phase alterne est supprimée, au moins pour deux des faisceaux vasculaires, dès la base des cotylédons.

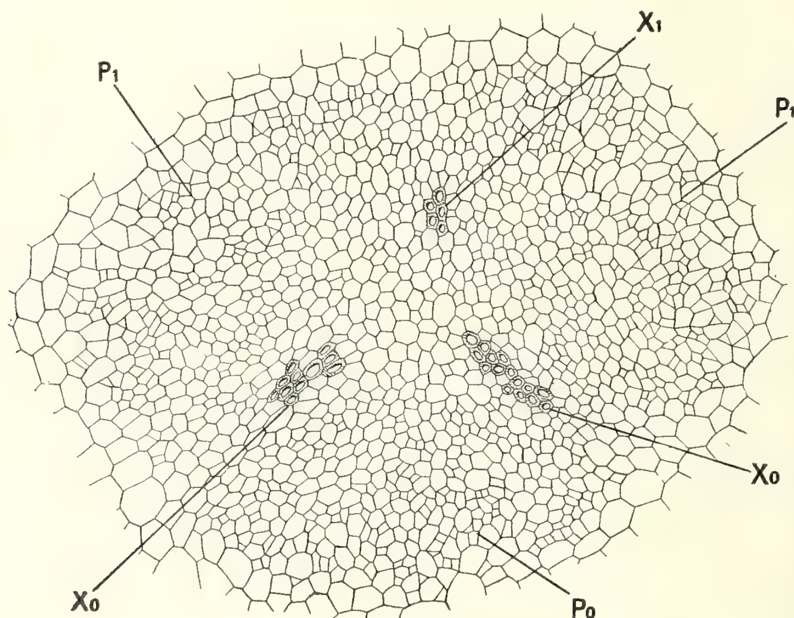


Fig. 158. — *Lathyrus odoratus*. — Portion de coupe transversale du sommet de l'hypocotyle. — X_0, faisceau vasculaire alterne cotylédonaire ; X_1, faisceau vasculaire alterne intercotylédonaire ; P_0, faisceau criblé intercotylédonaire ; P_1, faisceau criblé.

Sur une plantule très jeune, on distingue trois faisceaux criblés et trois faisceaux vasculaires disposés dans la radicule en alternance assez régulière et se continuant dans l'hypocotyle (fig. 158). Des trois faisceaux vasculaires, deux se continuent dans les cotylédons, nous les appellerons faisceaux cotylédonaires, et nous les distinguerons sur les figures par X_0, le troisième sera désigné par (X_1, fig. 158).

Parmi les trois faisceaux criblés, nous désignerons celui qui est situé entre les deux faisceaux vasculaires cotylédonaires par P_0, et les autres par P_1.

Le faisceau criblé primitif P_0, est continué par deux portions latérales : la droite, qui va dans le cotylédon droit ; la gauche, qui va dans le cotylédon gauche, et par une portion médiane qui s'élève directement au-dessus du nœud pour former un faisceau criblé épicotylé (p_0, fig. 159). Chaque faisceau criblé P_1 est continué : 1° par sa portion latérale voisine du cotylédon, qui

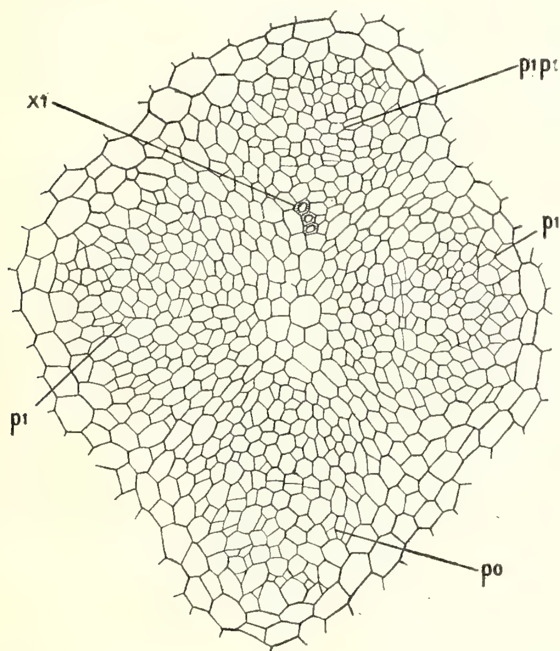


Fig. 159. — *Lathyrus odoratus.* — Portion de coupe transversale de l'axe, au-dessus des cotylédons. — État très jeune. — p_0, groupe criblé qui continue la portion médiane du faisceau primitif P_0 ; p_1, groupe criblé qui continue la portion médiane du faisceau criblé primitif P_1 ; p_1p_1, groupe criblé dont chaque moitié continue la portion latérale d'un faisceau criblé P_1 ; x_1, vaisseaux superposés qui continuent le faisceau vasculaire primitif X_1.

se rend dans ce cotylédon ; 2° par sa portion médiane, qui s'élève directement au-dessus du nœud pour former un faisceau criblé épicotylé (p_1, fig. 159), et 3° par sa portion latérale, voisine du faisceau x_1, qui, se rapprochant graduellement de ce faisceau, arrive en dehors de lui, rencontre là l'autre portion latérale à laquelle elle se réunit, puis s'élève verticalement, formant avec elle un faisceau criblé épicotylé (p_1p_1, fig. 159). Ce dernier faisceau épicotylé a donc une double

origine et est tout à fait comparable au faisceau qui se trouve d'ordinaire sur la ligne médiane du cotylédon.

En effet, les deux portions latérales des faisceaux primitifs P_1, se comportent vis-à-vis du faisceau vasculaire primitif X_1 comme les deux demi-faisceaux criblés qui entrent dans un cotylédon se comportent vis-à-vis du faisceau vasculaire cotylédonaire. De même que ce dernier n'est plus représenté que par sa phase superposée, à partir du niveau où les demi-faisceaux criblés sont réunis sur la ligne médiane en dehors de lui, de même aussi le faisceau vasculaire X_1 n'est plus représenté que par sa phase superposée, à partir du niveau où les deux portions latérales se sont réunies en dehors de lui pour constituer le faisceau criblé (p_1p_1).

En résumé, l'axe épicotylé de *Lathyrus odoratus* possède maintenant quatre faisceaux criblés : le premier p_0 correspond à la portion médiane du faisceau primitif P_0 ; le second p_1 et le troisième p_1 correspondent chacun à la portion médiane d'un faisceau P_1, le quatrième enfin (p_1p_1) correspond à la fois à la portion latérale de chacun de ces derniers.

Sur les coupes transversales, le cylindre central épicotylé (fig. 159) a une forme quadrangulaire ; les faisceaux p_0 et (p_1p_1) sont situés aux extrémités d'un même diamètre, les faisceaux p_1 et p_1 étant situés aux extrémités d'un diamètre perpendiculaire au précédent.

Nous devons faire remarquer de suite que ce dernier diamètre est beaucoup plus petit que le premier, de sorte que l'espace qui sépare entre eux les deux faisceaux criblés p_1 et p_1 est assez réduit.

Voyons maintenant la marche suivie par les faisceaux vasculaires pendant cette première période du développement.

Les trois faisceaux vasculaires sont continués dans l'hypocotyle, au sommet duquel ils sont représentés par un certain nombre de vaisseaux alternes situés profondément. Deux d'entre eux se continuent directement dans les cotylédons et, dès la base de ces cotylédons, leur phase alterne est supprimée. Par conséquent, au-dessus du nœud cotylédonaire, ces deux faisceaux X_0 ne seront représentés que par des vaisseaux intermédiaires ou superposés. Le troisième faisceau vasculaire X_1 se continue

directement dans l'axe épicotylé, et au niveau du nœud cotylédonaire, il est encore représenté par quelques vaisseaux alternes situés très profondément. Mais à très peu de distance au-dessus du nœud il n'est plus représenté que par des vaisseaux superposés (x_1, fig. 159), qui se différencient en dedans du

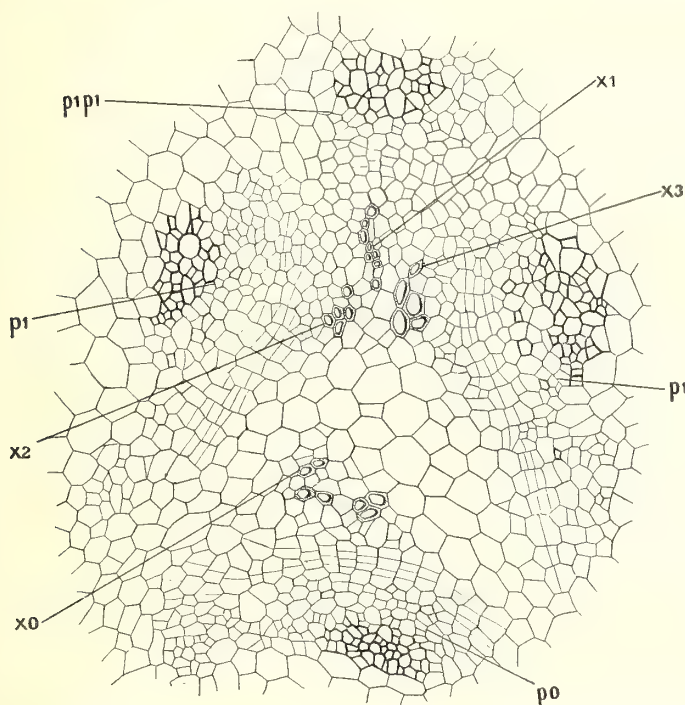


Fig. 160. — *Lathyrus odoratus*. — Portion de coupe transversale de l'axe, au-dessus des cotylédons. — État plus âgé que le précédent (fig. 159). — x_0, vaisseaux superposés qui continuent le faisceau vasculaire primitif X_0 ; x_2, vaisseaux superposés formant avec le groupe criblé p_1 un groupe cribro-vasculaire : $\overline{x_3}$, vaisseaux superposés formant avec l'autre groupe criblé p_1 un groupe cribro-vasculaire.

faisceau criblé p_1p_1. Ce passage de la disposition alterne du faisceau primitif X_1 à la disposition superposée du faisceau qui le continue est tout à fait semblable à celui que nous avons décrit tant de fois, au cours de ce Mémoire, dans le cotylédon.

Ces vaisseaux x_1 superposés au groupe criblé (p_1p_1) forment avec lui un groupe cribro-vasculaire qui, à un certain moment est encore le seul groupe différencié (fig. 159). Un peu plus tard, des vaisseaux superposés (x_0, fig. 160), se montrent en dedans

du faisceau criblé p_0, formant avec lui un second faisceau cribro-vasculaire diamétralement opposé au premier.

Un peu plus tard encore, d'autres vaisseaux apparaissent et chez certains individus, au moins sur plusieurs coupes, ces vaisseaux se montrent nettement situés les uns (x_2, fig. 160) en

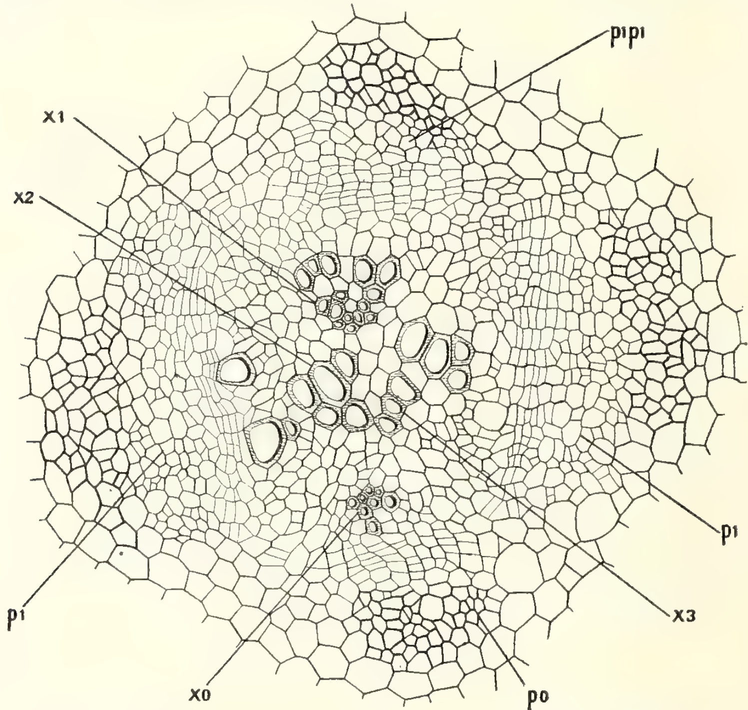


Fig. 161. — *L. odoratus.* — Portion de coupe transversale de l'axe au-dessus des cotylédons. — État plus âgé que le précédent (fig. 160). — x_1, vaisseaux superposés formant avec la portion criblée p_1p_1 un faisceau cribro-vasculaire; x_0, vaisseaux superposés formant avec la portion criblée p_0 un faisceau cribro-vasculaire; x_2, vaisseaux superposés formant avec la portion criblée p_1 un faisceau cribro-vasculaire; x_3, vaisseaux superposés formant avec la portion criblée p_1 (située à droite) un quatrième faisceau cribro-vasculaire.

dedans d'un faisceau criblé p_1, les autres (x_3, fig. 160) en dedans de l'autre faisceaux criblé p_1, de sorte que l'on a alors quatre faisceaux cribro-vasculaires dans le cylindre central et ces quatre faisceaux sont séparés au centre par un espace médullaire bien distinct.

La disposition superposée est donc très nette, en particulier, en ce qui concerne les groupes p_0, x_0 et p_1p_1, x_1 qui correspondent au grand diamètre (fig. 160).

En ce qui concerne les deux autres groupes, on remarque que les vaisseaux ont un aspect particulier différent des précédents; ainsi leur taille est plus grande (x_2 et x_3 fig. 161) et leur groupement n'est pas semblable. En effet, ces vaisseaux appa-

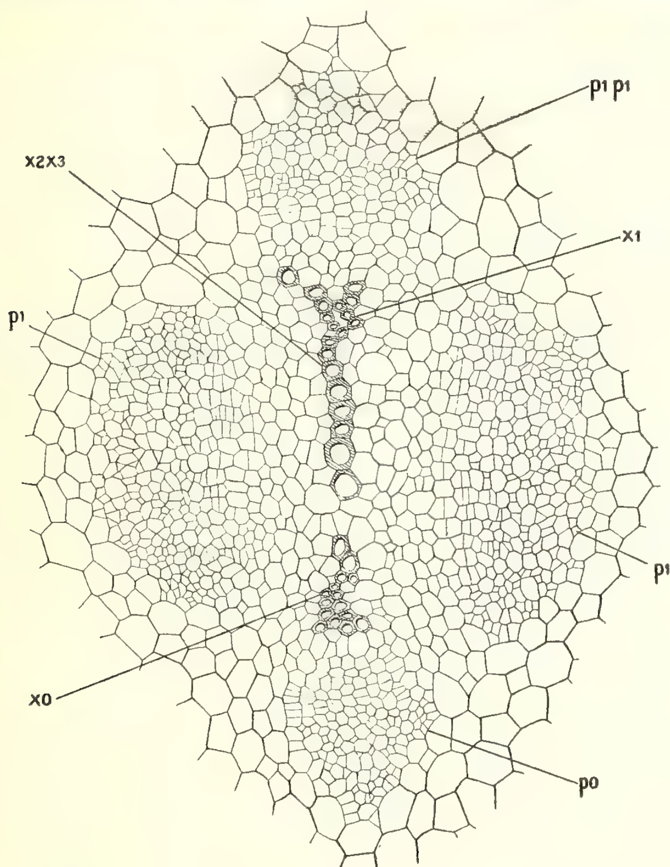


Fig. 162. — *Lathyrus odoratus.* — Portion de coupe transversale de l'axe au-dessus des cotylédons. — Les vaisseaux superposés x_2x_3 sont réunis en une bande médiane qui paraît se différencier à partir des groupes vasculaires x_0 et x_1.

raissent après les précédents et ils occupent une situation plus centrale. Toutefois, malgré ces particularités, leur disposition superposée demeure encore facile à interpréter.

Au contraire, dans beaucoup d'individus et sur la plupart des coupes menées à travers l'axe épicotylé, les deux faisceaux criblés p_1 et p_1 sont tellement rapprochés l'un de l'autre que quand les premiers vaisseaux se montrent en dedans de chacun

d'eux, il ne subsiste aucune moelle, les vaisseaux appartenant à l'un et à l'autre se trouvent réunis en une bande centrale (x_2, x_3, fig. 162).

Souvent la différenciation de ces vaisseaux se fait à partir des groupes vasculaires x_0 et x_1 déjà bien développés. Si l'on se reporte au-dessous du niveau considéré, on voit que ces groupes vasculaires prolongent, vers le haut, les faisceaux vasculaires primitifs et il n'y a pas lieu de s'étonner que la différenciation vasculaire se propage en partant des points qui leur correspondent. Comme il n'y a pas de moelle, la différenciation de cette bande vasculaire se fait suivant le diamètre ou quelquefois même suivant deux rayons opposés, et c'est pour cela qu'on a regardé ces vaisseaux comme des formations centripètes. Les auteurs précédents ont vu dans ces formations centripètes une continuation des faisceaux de la racine.

Un auteur récent (1) pense, au contraire, que ces formations doivent être regardées plutôt comme un vestige des formations centripètes de la tige et rappelle à leur sujet les formations centripètes des Cycadées. C'est une comparaison assez inattendue et qu'aucune considération anatomique ne peut justifier. Sans avoir analysé le développement avec autant de soin dans le détail que Gérard, il regarde les formations vasculaires épicotylées comme des formations primitives, et, quoique prévenu, il n'a pas été arrêté par la présence, cependant bien évidente, des nombreux cloisonnements secondaires qui précèdent, à ce niveau, l'apparition des vaisseaux qu'il déclare primitifs.

La marche du développement de l'appareil conducteur, dans cette plante, s'explique surtout à l'aide des faits observés chez les autres plantes où la marche est moins compliquée.

L'absence de moelle et par suite l'aspect particulier des vaisseaux centraux, que l'on observe dans ce *Lathyrus*, est probablement lié à l'existence précoce des formations surajoutées qui existent au-dessus du nœud cotylédonaire de cette plante et qui sont désignées par Van Tieghem sous le nom de méristèles corticales (2). Ces méristèles, situées en dehors du cylindre central, précisément en face des deux larges faisceaux cri-

(1) C. Tourneux, *Le Botaniste*, 11, p. 313.
(2) Van Tieghem (Ph.), Éléments de Botanique, 3e édit., Paris, 1898.

blés pí et pı contribuent, d'une part, au rapprochement de ces deux faisceaux et, par suite, à la suppression de la moelle. D'autre part, leurs vaisseaux, suppléant en quelque sorte les premiers vaisseaux qui d'ordinaire accompagnent les faisceaux criblés, retardent l'apparition de ces derniers (en dedans des faisceaux criblés pıpı) qui se trouvent représentés ultérieurement par des éléments ayant un diamètre beaucoup plus grand.

En tout cas, le *Lathyrus* est encore un exemple à citer, quand on se propose d'énumérer les confusions fâcheuses qui découlent souvent de la notion de formation centripète. Si, à la notion de formation centripète, on avait substitué la notion d'alternance, un rapprochement aussi peu fondé ne se serait sans doute pas produit.

Ervum Lens. — Les trois faisceaux criblés et les trois faisceaux vasculaires alternes de la radicule sont continués dans l'hypocotyle, où les vaisseaux alternes sont situés profondément.

Les deux faisceaux vasculaires cotylédonaires, en se réfléchissant brusquement dans les cotylédons, subissent une accélération telle que, dès la base des cotylédons, ils ne sont plus représentés que par des vaisseaux superposés.

Le troisième faisceau vasculaire se continue directement dans la tige, et, au-dessus du point de départ des cotylédons, il est représenté par quelques vaisseaux alternes profondément situés.

Les trois faisceaux criblés se comportent à peu près de la même manière que dans *Lathyrus odoratus*. En dehors de ce troisième faisceau vasculaire, deux fascicules, qui continuent la portion latérale de deux faisceaux criblés primitifs, s'unissent en un seul groupe criblé en dedans duquel se trouvent les vaisseaux qui font suite aux précédents et forment désormais, avec ce groupe criblé, un faisceau cribro-vasculaire. A l'autre extrémité du diamètre passant par le milieu de ce jeune groupe cribro-vasculaire ainsi constitué, se trouve un arc criblé qui continue directement la portion médiane du faisceau criblé intercotylédonaire. En dedans de cet arc criblé, se montrent aussi des vaisseaux superposés, ce qui donne deux groupes cribro-vasculaires opposés suivant le grand diamètre du cylindre central et deux larges groupes criblés placés en croix avec les précédents

et correspondant au petit diamètre du cylindre central qui a une forme aplatie comme dans la plante précédente.

En raison du peu d'espace qui sépare l'un de l'autre les deux arcs criblés, les premiers vaisseaux qui se différencient en dedans d'eux se montrent réunis suivant une bande diamétrale qui unit les deux groupes vasculaires déjà formés. Comme ces nouveaux vaisseaux se différencient souvent à partir de ces deux groupes vasculaires, on a l'impression de deux bandes centripètes marchant à la rencontre l'une de l'autre. Mais parfois il n'y a qu'un seul point de départ et alors la bande s'étend de proche en proche depuis l'un des premiers groupes vasculaires jusqu'à l'autre.

Parfois aussi, les premiers vaisseaux différenciés se montrent au milieu de l'espace qui sépare les deux premiers groupes vasculaires et alors on n'a plus du tout l'apparence de formation centripète.

Dans tous les cas, les vaisseaux situés dans cette bande médiane ont un assez grand diamètre, et c'est en raison aussi de leur taille relativement grande qu'on les a pris toujours pour des vaisseaux centripètes, au lieu de les regarder simplement comme les premiers vaisseaux superposés des deux larges groupes criblés.

Cependant cette bande vasculaire, quel que soit le sens de la différenciation des vaisseaux qui la composent, représente bien, comme dans le cas de *Lathyrus odoratus*, les premiers vaisseaux superposés qui appartiennent aux deux larges groupes criblés. Ils se trouvent accolés les uns aux autres, par suite du peu d'écartement de ces deux groupes criblés qui ne permet pas la présence d'une moelle.

C'est surtout dans *Vicia sativa*, que l'on décrit la persistance des formations vasculaires centripètes. Mais dans cette plante, ces formations doivent être interprétées comme dans les cas précédents. Dans aucune Viciée on ne trouve la trace, au-dessus des cotylédons, des premiers vaisseaux alternes, qui seuls sont réellement primitifs.

Dans *Vicia Faba*, l'accélération est plus grande que dans *Vicia sativa*. Quand on observe des germinations très peu âgées, on constate que, immédiatement au-dessus des cotylédons, les premiers vaisseaux qui se différencient sont des vaisseaux

intermédiaires ou des vaisseaux superposés. D'autre part, il y a souvent quatre faisceaux vasculaires et quatre faisceaux criblés dans la radicule. Deux de ces faisceaux vasculaires correspondent aux deux cotylédons et toute leur portion alterne est continuée dans la base de ces cotylédons, où elle ne persiste pas longtemps. La portion intermédiaire et superposée de ces faisceaux est seule continuée au-dessus, dans l'axe épicotylé.

Les autres faisceaux vasculaires sont continués dans l'axe épicotylé, mais leur portion alterne ou primitive n'est bientôt plus représentée. En outre, l'écartement des masses criblées demeurant assez grand, une large moelle sépare les groupes vasculaires qui correspondent aux divers faisceaux, de sorte que l'on n'a pas l'aspect particulier que présentent *Vicia sativa* et les espèces précédemment étudiées. Aussi, bien que la marche du développement soit ici peu différente de la marche dans les autres Viciées, on n'est pas tenté d'y voir une formation centripète.

Lotus corniculatus. — Des trois faisceaux vasculaires alternes qui existent dans la radicule, deux se continuent directement dans les cotylédons, où ils sont représentés à la base par plusieurs vaisseaux alternes. Le troisième faisceau vasculaire alterne se réduit à mesure qu'on s'élève, et au-dessus des cotylédons il n'est plus représenté.

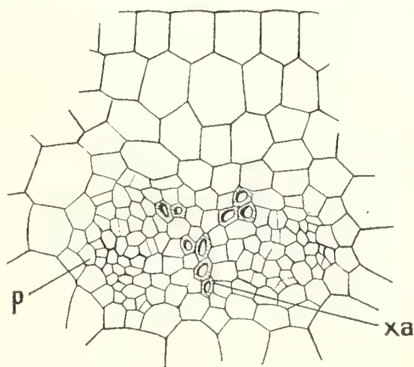


Fig. 163 — *Lotus corniculatus.* — Portion transversale de coupe de la base du cotylédon. — p, faisceau criblé continuant directement l'un des faisceaux criblés primitifs, l'autre groupe criblé correspond seulement à la moitié d'un faisceau criblé primitif ; xa, vaisseaux alternes qui continuent l'un des faisceaux vasculaires primitifs.

Les trois faisceaux criblés sont continués les uns directement jusque dans les cotylédons, l'autre, situé entre les cotylédons, se continue par deux demi-faisceaux criblés qui vont l'un dans le cotylédon droit, l'autre dans le cotylédon gauche.

A la base de chaque cotylédon, on a donc d'un côté un faisceau criblé (p, fig. 163), continuation directe du faisceau

primitif, et de l'autre côté un demi-faisceau criblé seulement. Entre eux se voient plusieurs vaisseaux alternes (xa, fig. 163) situés sur la ligne médiane. De part et d'autre de ces vaisseaux alternes se différencient ensuite d'autres vaisseaux, et les cloisonnements secondaires se montrent en dehors de ces derniers vaisseaux.

Entre les deux demi-faisceaux criblés, qui s'écartent brusquement pour se continuer dans un cotylédon différent, il se produit ensuite un arc criblé assez étendu, qui paraît plus tard être la continuation directe de la portion médiane du faisceau criblé intercotylédonaire. En même temps, un autre arc criblé se différencie du côté opposé, entre les deux autres faisceaux criblés dont il paraît être une continuation latérale.

Mais, pendant un certain temps, ces deux arcs criblés ne présentent en dedans d'eux aucun vaisseau, alors que chaque faisceau vasculaire, à la base du cotylédon, est formé de huit à douze vaisseaux.

Ces deux arcs criblés sont continués au-dessus des cotylédons et constituent l'ébauche des faisceaux caulinaires des auteurs, qui prennent naissance, comme on voit, après les faisceaux cotylédonaires. Un peu plus tard, des vaisseaux superposés se montrent en dedans de ces arcs criblés, formant avec eux des groupes cribro-vasculaires qui correspondent aux deux groupes cribro-vasculaires élargis de *Lathyrus odoratus*.

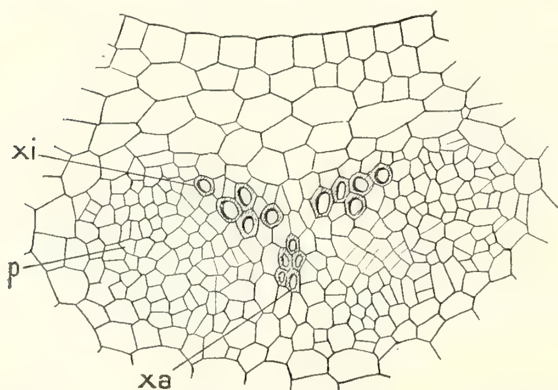


Fig. 164. — *Trigonella gladiata*. — Portion transversale de la base du cotylédon.

Trigonella gladiata. — Cette plante offre jusque dans ses cotylédons la persistance de la phase primitive. Le faisceau vasculaire est représenté, dans leur base, par quatre à cinq vaisseaux alternes (xa, fig. 164) auxquels font suite, plus tard, des vaisseaux intermédiaires et superposés.

Rosacées. — *Geum urbanum.* — Parmi les Rosacées, cette espèce nous a paru un bon exemple pour l'étude que nous poursuivons. Elle a été l'objet d'une description de la part de Gérard, qui admet, comme d'ordinaire, que les lames vasculaires se coupent en leur milieu avant leur rotation.

Les deux faisceaux criblés et les deux faisceaux vasculaires alternes se continuent de la radicule dans l'hypocotyle, en conservant sensiblement la même disposition. Au sommet, chaque faisceau criblé se continue par deux demi-faisceaux criblés qui se montrent écartés l'un de l'autre, de plus en plus, et pénètrent chacun dans le cotylédon situé du côté correspondant. Chaque faisceau vasculaire se réfléchit aussi pour se continuer dans le cotylédon au plan médian duquel il correspond.

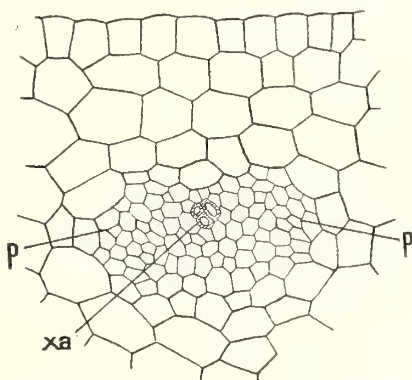


Fig. 165. — *Geum urbanum.* — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon. — p, demi-faisceau criblé ; xa, vaisseaux alternes.

A la base du cotylédon, entre les deux demi-faisceaux criblés qui continuent chacun la moitié d'un faisceau criblé de l'hypocotyle, se voit le faisceau vasculaire, continuation directe du faisceau vasculaire de l'hypocotyle, qui est représenté là par deux ou trois vaisseaux alternes (xa, fig. 165) groupés sur la ligne médiane.

Plus tard, des vaisseaux intermédiaires et superposés se différencient de part et d'autre des précédents. En même temps que les vaisseaux superposés se différencient, les cellules situées dans la région médiane en dehors des vaisseaux alternes se cloisonnent, formant un arc générateur qui se raccorde avec l'arc générateur situé en dedans de chaque demi-faisceau criblé. Il en résulte la production d'un massif cribro-vasculaire secondaire qui prend plus tard l'apparence d'un faisceau unique et médian.

Acæna sanguisorba. — Les deux faisceaux criblés et les deux faisceaux vasculaires alternes sont continués directement, pen-

dant les premiers états du développement, jusqu'au sommet de l'hypocotyle. Là, les deux faisceaux criblés sont continués chacun par deux demi-faisceaux criblés qui vont l'un dans le cotylédon antérieur, l'autre dans le cotylédon postérieur ; tandis que chaque faisceau vasculaire se réfléchit pour se continuer dans le cotylédon au milieu duquel il correspond.

A la base du cotylédon, ce faisceau vasculaire est représenté par plusieurs vaisseaux alternes groupés sur la ligne médiane. De part et d'autre, se trouve un demi-faisceau criblé qui offre une orientation sensiblement parallèle au plan médian. Il résulte de cette orientation que les vaisseaux qui succèdent aux premiers vaisseaux situés sur la ligne médiane se trouvent en superposition avec les tubes criblés. Des cloisonnements secondaires apparaissent de bonne heure et l'on a plus tard deux groupes cribro-vasculaires opposés l'un à l'autre par leurs vaisseaux. La disparition des premiers vaisseaux ne modifie guère l'apparence de ces formations, les vaisseaux qui leur ont succédé paraissant encore en contact sur la ligne médiane.

Dans cette plante, c'est donc surtout le faisceau criblé qui présente des changements d'orientation dans son passage à l'intérieur du cotylédon, tandis que les éléments vasculaires conservent dans la direction de leur différenciation une constance plus grande. Cette particularité met bien en évidence la continuité du faisceau vasculaire, exagérant encore, dans le cotylédon, l'alternance présentée par les premiers vaisseaux.

Agrimonia Eupatoria. — Dans cette espèce il y a encore deux faisceaux criblés et deux faisceaux vasculaires alternes, se continuant dans la plus grande partie de l'hypocotyle. Mais vers le sommet, les vaisseaux alternes sont à peine représentés. Les deux faisceaux criblés sont continués chacun par deux demi-faisceaux criblés qui se montrent écartés l'un de l'autre sur une certaine longueur de l'hypocotyle, avant de pénétrer dans les cotylédons à la base desquels on retrouve deux de ces demi-faisceaux correspondant à la moitié de deux faisceaux criblés différents de la radicule.

Ces demi-faisceaux sont séparés l'un de l'autre, par une bande médiane où se montrent seulement quelques vaisseaux alternes ou intermédiaires.

Des vaisseaux superposés leur font suite et des cloisonnements secondaires apparaissent, dans la bande médiane, transformant en un groupe cribro-vasculaire d'apparence unique les premières formations.

Neillia opulifolia. — Cette plante fournit un exemple semblable à celui décrit à propos de *Geum urbanum*. On y peut constater nettement, à la base des cotylédons, la disposition alterne qui précède les dispositions suivantes présentées par l'appareil conducteur.

VITÉES. — *Ampelopsis quinquefolia.* — La radicule possède deux faisceaux criblés étalés et deux faisceaux vasculaires alternes. A la base de l'hypocotyle naissent de bonne heure deux radicelles vis-à-vis des faisceaux vasculaires. A leur niveau, il se produit une accélération très grande. Les vaisseaux alternes ne sont plus représentés ; les vaisseaux intermédiaires qui les suivent forment avec les vaisseaux superposés un cercle presque complet. Au-dessus, les vaisseaux superposés seuls subsistent et les cloisonnements secondaires apparaissent.

On a désormais quatre groupes cribro-vasculaires qui s'élèvent dans l'hypocotyle, la phase superposée étant seule représentée à partir de ce niveau.

RHAMNÉES. — *Paliurus aculeatus.* — Cette plante appartient au type binaire. Les deux faisceaux criblés sont étalés dans la radicule, tandis que les deux faisceaux vasculaires alternes arrivent à former ensemble une bande presque rectiligne composée de deux à trois rangs de vaisseaux serrés côte à côte.

Ces deux sortes de faisceaux sont continués dans l'hypocotyle au sommet duquel chaque faisceau criblé est continué par deux demi-faisceaux criblés dont chacun appartient à un cotylédon différent. Chaque faisceau vasculaire correspond au plan médian d'un cotylédon dans lequel il se continue et on le trouve représenté dans la base de ce cotylédon, au début, par plusieurs vaisseaux alternes situés sur sa ligne médiane, entre les deux demi-faisceaux criblés continuations de la moitié des deux faisceaux criblés de l'hypocotyle.

De nouveaux vaisseaux intermédiaires, puis superposés s'ajoutent aux précédents et l'on a, à la base de chaque cotylédon, une

nervure médiane formée par un faisceau vasculaire complet et par deux demi-faisceaux criblés.

Pendant longtemps les vaisseaux alternes persistent, et même après leur résorption, les deux groupes d'éléments conducteurs demeurent séparés l'un de l'autre par une bande médiane de parenchyme, les cloisonnements secondaires étant localisés en dedans des demi-faisceaux criblés.

Œnothéracées. — *Clarkia elegans*. — La jeune plantule présente dans son écorce des raphides en quantité considérable, qui sont une gêne pour la confection des coupes. La radicule possède quatre faisceaux criblés et quatre faisceaux vasculaires alternes dont les vaisseaux se disposent en file radiale. Au début, chaque faisceau criblé présente un seul tube criblé de forme losangique intercalé entre deux cellules du péricycle.

Ces faisceaux sont continués dans l'hypocotyle, mais à peu de distance au-dessus du collet qui est marqué par un épaississement notable, deux des faisceaux vasculaires subissent une réduction progressive, de sorte que tous leurs vaisseaux alternes sont supprimés. Les deux autres faisceaux vasculaires qui correspondent au plan médian des cotylédons conservent leur caractère primitif et sont représentés par plusieurs vaisseaux alternes en file radiale.

Les faisceaux criblés ne conservent pas l'aspect primitif qu'ils montrent dans la radicule. Les cellules voisines des premiers tubes criblés se cloisonnent et de nouveaux tubes criblés apparaissent, de sorte qu'au-dessous du niveau où les deux faisceaux intercotylédonaires ont leurs vaisseaux alternes supprimés on a un seul arc criblé pour continuer les deux faisceaux criblés de la radicule.

Au niveau de l'insertion des cotylédons, les deux faisceaux vasculaires sont représentés par plusieurs vaisseaux alternes disposés en file radiale ; les deux arcs criblés, très étalés, sont formés chacun de quatre tubes criblés assez régulièrement espacés et donnant, en raison de leur régularité, un aspect assez caractéristique. Chaque arc criblé est continué, à son tour, par deux faisceaux criblés qui s'écartent l'un de l'autre pour aller l'un dans le cotylédon antérieur, l'autre dans le cotylédon postérieur.

A la base des cotylédons, la disposition alterne est assez rapidement masquée par la production de cloisonnements secondaires qui donnent en dehors des vaisseaux alternes (xa, fig. 166) un groupe cribro-vasculaire médian, se raccordant latéralement aux deux groupes criblés (p, fig. 166) primitivement séparés à ce niveau, mais réunis dès l'origine à peu de distance au-dessus de cette base.

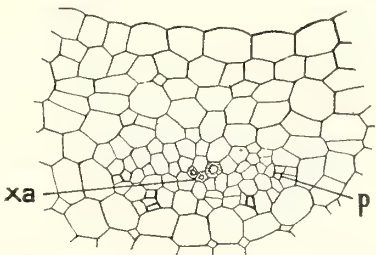


Fig. 166. — *Clarkia elegans.* — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon. p, demi-faisceau criblé : xa, vaisseau alterne.

Dans certains individus, l'un des quatre faisceaux vasculaires offre au collet un développement plus grand que les trois autres. Parfois, l'un des faisceaux vasculaires intercotylédonaires a ses vaisseaux alternes supprimés avant ceux du faisceau opposé. Parfois même, ce sont les vaisseaux externes qui subsistent le plus haut. Ce sont là autant de particularités individuelles, pour ainsi dire.

Dans notre description nous avons pris pour exemple un type moyen.

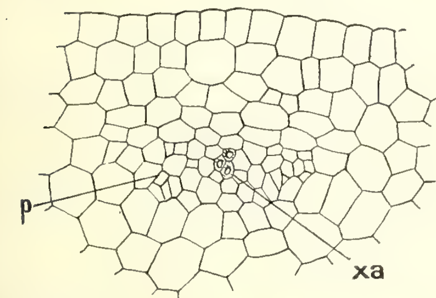


Fig. 167. — *Godetia rubicunda.* — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon.

Godetia rubicunda. — La disposition des faisceaux est semblable à celle de *Clarkia elegans* et les deux faisceaux vasculaires intercotylédonaires ont leurs vaisseaux alternes et intermédiaires supprimés à quelque distance au-dessus de la radicule.

Dans un individu possédant trois faisceaux criblés et trois faisceaux vasculaires alternes dans sa radicule, nous avons constaté qu'un seul faisceau subissait, dans l'hypocotyle, une réduction correspondant aux premières phases de son développement. Les deux autres faisceaux sont continués jusque dans la base des cotylédons où ils sont représentés par quelques vaisseaux alternes situés sur la ligne médiane (xa, fig. 167).

D'un côté, il y a deux faisceaux criblés qui se continuent aussi chacun dans un cotylédon différent. De l'autre côté, il n'y a qu'un seul faisceau criblé; mais au voisinage des cotylédons, un tube criblé se produit à quelque distance de ce faisceau criblé unique et devient le point de départ d'un second faisceau criblé qui se continue dans le cotylédon voisin, tandis que le faisceau criblé primitif de la radicule est continué dans l'autre cotylédon. Ce quatrième faisceau criblé, né au sommet de l'hypocotyle, a donc une origine moins primitive que les trois autres.

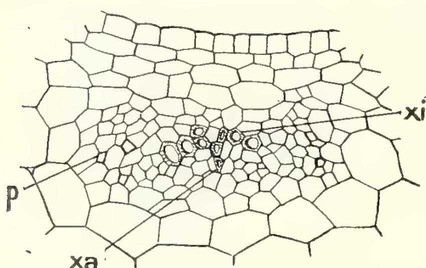


Fig. 168. — *Œnothera stricta*. — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon. — Le premier vaisseau alterne xa commence à être résorbé.

Œnothera stricta. — C'est encore une disposition comparable aux précédentes. Mais dans les cotylédons les faisceaux criblés (p, fig. 168) demeurent très écartés l'un de l'autre, de sorte que les premiers vaisseaux qui continuent le faisceau vasculaire sont en alternance très nette (xa, fig. 168). De part et d'autre se différencient d'autres vaisseaux (xi, fig. 168).

En raison de la forte inclinaison que présentent les deux faisceaux criblés dans la base des cotylédons, les nouveaux vaisseaux se montrent nettement en superposition.

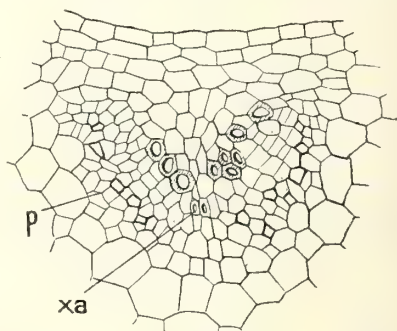


Fig. 169. — *Gaura Lindheimeri*. — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon. — p, demi-faisceau criblé : xa, vaisseaux alternes.

Gaura Lindheimeri. — Cette plante présente jusque dans ses cotylédons la persistance de la disposition vasculaire primitive. A la base du cotylédon, le faisceau vasculaire est représenté, au début, par plusieurs vaisseaux (xa, fig. 169) alternes nettement situés entre les deux groupes criblés qui sont fortement inclinés l'un vers l'autre.

Ensuite, des vaisseaux se montrent de part et d'autre des précédents et la situation superposée paraît d'autant plus vite réalisée que les groupes criblés sont, ainsi que nous l'avons dit, fortement inclinés.

MYRTACÉES. — *Eucalyptus globulus.* — Dans la radicule, il y a quatre faisceaux criblés très étalés, occupant la presque totalité de l'espace compris entre les faisceaux vasculaires qui alternent avec eux. Quand les faisceaux vasculaires comprennent plusieurs vaisseaux différenciés, ces vaisseaux ne se montrent pas en file radiale ; ils sont groupés en un îlot plus ou moins arrondi. Quand il y a cinq à six vaisseaux développés dans chaque faisceau, ils sont groupés ainsi en un massif qui demeure néanmoins beaucoup plus étroit que les faisceaux criblés.

Ces deux sortes de faisceaux se continuent sans changement notable dans l'hypocotyle. Vers son sommet, les premiers vaisseaux qui se montrent sont encore des vaisseaux alternes, mais ils correspondent aux vaisseaux internes de la radicule. En outre, deux des faisceaux présentent dans leur développement une accélération plus grande que les deux autres. Ce sont les deux faisceaux correspondant au plan médian des cotylédons (que pour cette raison nous appelons, afin de les distinguer, faisceaux cotylédonaires) qui conservent le plus longtemps l'état primitif.

Les deux autres faisceaux vasculaires ou faisceaux intercotylédonaires ne sont plus représentés que par des vaisseaux intermédiaires qui se montrent de part et d'autre de la direction centripète occupée à la base de l'hypocotyle par les vaisseaux alternes. Ces vaisseaux intermédiaires eux-mêmes sont suivis par les vaisseaux superposés qui seuls se continuent de chaque côté, dans le cotylédon qui correspond au même côté.

Si l'on fait une coupe transversale à la base d'un cotylédon, on trouve sur la ligne médiane un groupe de vaisseaux alternes qui sont la continuation directe de l'un des deux faisceaux vasculaires de l'hypocotyle que nous avons appelés faisceaux cotylédonaires.

De part et d'autre de la ligne médiane, se voit un faisceau criblé, continuation d'un des quatre faisceaux criblés primitifs.

En dedans de la portion latérale de ce faisceau criblé, se montrent quelques vaisseaux superposés disposés côte à côte. Ces derniers vaisseaux représentent la moitié d'un faisceau vasculaire intercotylédonaire de l'hypocotyle.

Très rapidement, des vaisseaux intermédiaires et des vaisseaux superposés, appartenant aux premiers faisceaux vasculaires, se différencient et, venant en contact avec les nouveaux vaisseaux superposés appartenant aux seconds faisceaux, ils constituent avec eux un arc vasculaire qui prend l'aspect d'un faisceau unique.

Si l'on s'éloigne de la base du cotylédon, les vaisseaux alternes, puis les vaisseaux intermédiaires sont supprimés; tandis que de nouveaux tubes criblés apparaissant, les deux faisceaux criblés s'unissent sur la ligne médiane en un seul arc criblé d'apparence unique, en dedans duquel ne se différencient que des vaisseaux superposés. Ces vaisseaux, groupés sous la forme d'un arc médian et en apparence unique, continuent en réalité deux faisceaux vasculaires primitifs demeurés séparés jusque dans la base des cotylédons.

De même, en observant sur des coupes plus âgées la base du cotylédon, on constate la disparition progressive des vaisseaux alternes et la formation de tubes criblés nouveaux dans la région médiane, de telle sorte que par les progrès du développement, l'aspect primitif à ce niveau disparaît et l'on a un massif cribro-vasculaire unique et médian.

Cet exemple, d'abord comparable au cas présenté par *Casuarina*, en diffère par la réunion finale des deux faisceaux vasculaires et des deux faisceaux criblés dans la nervure médiane.

Loasées. — *Scyphanthus elegans.* — Les deux faisceaux criblés, qui dans la radicule alternent avec les deux faisceaux vasculaires, se continuent dans l'hypocotyle jusqu'à son sommet, et c'est seulement au point où le départ des cotylédons est indiqué, sur les coupes transversales, par une légère échancrure qu'ils sont continués chacun par deux demi-faisceaux criblés qui s'écartent l'un de l'autre pour aller dans un cotylédon différent.

Les deux faisceaux vasculaires sont encore représentés par plusieurs vaisseaux alternes placés en file radiale, au niveau où ils se réfléchissent pour se continuer chacun dans le cotylédon au plan médian duquel il correspond.

A la base du cotylédon, on retrouve sur la ligne médiane ce faisceau vasculaire représenté par plusieurs vaisseaux alternes auxquels se sont ajoutés, de part et d'autre, quelques vaisseaux intermédiaires, de sorte que le faisceau, au lieu d'être composé d'une file radiale comme dans l'hypocotyle, est composé d'un petit massif de vaisseaux.

En outre, les demi-faisceaux criblés, qui correspondent chacun à un faisceau criblé différent de l'hypocotyle, sont très rapprochés l'un de l'autre et les cellules qui les séparent présentent de bonne heure des cloisonnements.

Toutefois, l'alternance subsiste pendant un certain temps à la base du cotylédon, les tubes criblés ne se formant en dehors des premiers vaisseaux qu'à une période ultérieure.

OMBELLIFÈRES. — *Peucedanum verticillatum.* — Dans la radicule, les deux faisceaux criblés, peu étalés, sont formés d'un petit nombre d'éléments. Ils sont continués dans l'hypocotyle. Les deux faisceaux vasculaires alternes sont continués aussi, dans l'hypocotyle, en même temps que se continuent en dehors d'eux les arcs sécréteurs qui existent, comme on sait, dans la racine de ces plantes.

Au voisinage du sommet de l'hypocotyle, les deux faisceaux criblés se montrent étalés, puis sont continués chacun par deux demi-faisceaux criblés qui eux-mêmes, après un faible parcours, sont continués chacun par deux groupes criblés nettement séparés l'un de l'autre. On a donc au-dessous des cotylédons deux faisceaux vasculaires, représentés par plusieurs vaisseaux alternes disposés en file radiale plus ou moins régulière, et huit groupes criblés, dont quatre sont la continuation d'un faisceau criblé de la radicule, les quatre du côté opposé étant la continuation de l'autre faisceau criblé. Les quatre groupes criblés qui, deux par deux, avoisinent les faisceaux vasculaires sont de taille plus grande que les quatre autres.

Tous sont continués dans les cotylédons, à la base desquels on les trouve, ainsi que le faisceau vasculaire qui se réfléchit dans le cotylédon au plan médian duquel il correspond. Ce faisceau vasculaire est représenté par plusieurs vaisseaux alternes (xa, fig. 170) qui, en file radiale, occupent la ligne médiane du cotylédon. De part et d'autre, se montre un groupe criblé

(p, fig. 170), puis, à une certaine distance, de part et d'autre encore, se voit un autre groupe criblé plus petit. Ce dernier correspond à une nervure latérale, la nervure médiane étant formée par les deux grands groupes criblés que séparent les vaisseaux alternes.

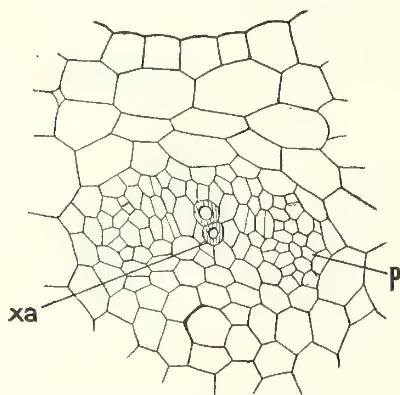


Fig. 170. — *Peucedanum verticillatum.* — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon. — État jeune.

Sur un exemplaire dont la nervure médiane à la base possède trois vaisseaux alternes, on ne constate la présence d'aucun vaisseau différencié dans la nervure latérale. C'est seulement un peu plus tard que cette nervure acquiert des vaisseaux, et ces derniers sont des vaisseaux superposés. Quand le développement se poursuit, des vaisseaux intermédiaires (xi, fig. 171) se différencient de part et d'autre des vaisseaux alternes, puis des vaisseaux superposés leur font suite (xs, fig. 171). On peut voir ces différents vaisseaux, soit dans la gaine cotylédonaire, soit au-dessus, dans le cotylédon.

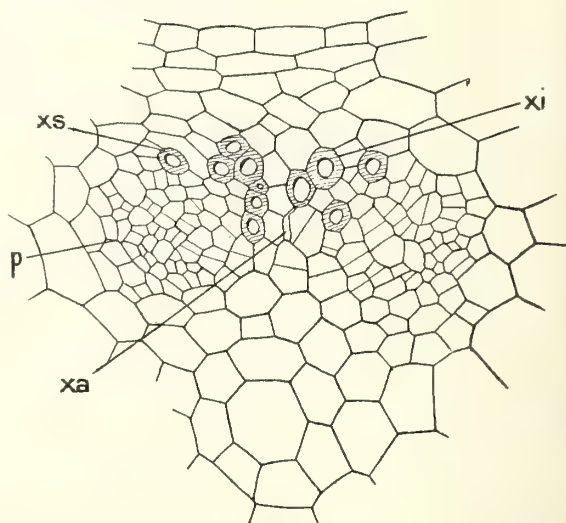


Fig. 171. — *Peucedanum verticillatum.* — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon. — État plus âgé que le précédent, montrant la résorption presque complète des vaisseaux alternes xa.

Pendant que ces derniers vaisseaux se produisent, les premiers vaisseaux alternes entrent en voie de régression (xa, fig. 171) et l'on peut

trouver tous les stades de cette régression en examinant différents niveaux.

Cette plante constitue un exemple favorable à la constatation de la disposition alterne dans le cotylédon, parce qu'elle persiste avec une grande netteté jusque dans le limbe et vers l'extrémité du pétiole, les deux groupes criblés de la nervure médiane sont séparés l'un de l'autre par plusieurs vaisseaux alternes, montrant ainsi une persistance remarquable de l'état primitif.

Comme la nervure latérale dont il a été parlé est continuée par plusieurs nervures, on a, en coupe transversale du limbe, plusieurs groupes cribro-vasculaires situés de chaque côté du groupe médian alterne. Chaque groupe offre en dehors de lui un canal sécréteur, qui est par conséquent extra-criblé pour chaque groupe cribro-vasculaire, tandis qu'il est extra-vasculaire pour le groupe médian. En outre, en dedans de ce groupe médian, il existe aussi un canal sécréteur, d'ordinaire plus petit que le canal externe vasculaire. Il convient d'ajouter que le groupe cribro-vasculaire latéral présente le canal sécréteur qui l'accompagne non pas en dehors de lui, mais à côté de lui, vers le bord cotylédonaire.

Scandix brachycarpa. — La description relative au *Peucedanum* est applicable à cette espèce, au moins dans ses traits essentiels. Les deux faisceaux criblés, un peu plus étalés que dans la plante précédente, et les deux faisceaux vasculaires se continuent de la radicule dans l'hypocotyle, jusque vers sa partie supérieure.

Au niveau du nœud cotylédonaire, les cellules qui se différencieront plus tard en vaisseaux présentent une dimension transversale, en rapport avec la direction presque transversale que possèdent à ce niveau les faisceaux qui se rendent dans les cotylédons. Cet aspect change à un niveau supérieur où ce sont les futurs éléments criblés qui, à leur tour, présentent leur allongement dans le plan transversal.

Les deux faisceaux criblés sont continués d'ailleurs de la même façon que ceux du *Peucedanum* et, à la base du cotylédon, on trouve un faisceau vasculaire représenté par un ou plusieurs vaisseaux alternes (xa, fig. 172) situés sur la ligne médiane et séparant un groupe criblé (p, fig. 172) du groupe symétrique

qui, avec lui, forme la nervure médiane. De chaque côté existe un groupe criblé plus petit, qui contribue à la formation de la nervure latérale. Dans cette dernière nervure, le premier vaisseau qui apparaît est un vaisseau superposé.

La disposition alterne demeure longtemps visible dans la nervure médiane, bien que les vaisseaux alternes soient d'ordinaire peu nombreux. Souvent il n'y a que deux vaisseaux alternes, qui sont séparés l'un de l'autre, sur la ligne médiane, par une ou plusieurs cellules. Ensuite se différencient quelques vaisseaux intermédiaires, suivis par les vaisseaux superposés (xs, fig. 172). Chaque nervure présente un canal sécréteur disposé de la même façon que dans *Peucedanum verticillatum*.

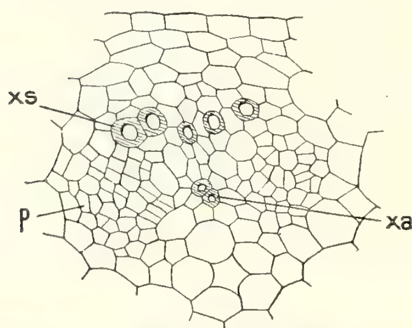


Fig. 172. — *Scandix brachycarpa*. — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon, montrant seulement la nervure médiane.

Au nœud cotylédonaire, dans sa portion supérieure, il xiste aussi un canal sécréteur, de forme circulaire, qui est en communication avec les canaux sécréteurs longitudinaux. Cette disposition de l'appareil sécréteur se retrouve de même dans la plante précédente.

Carum heterophyllum. — La disposition primitive alterne persiste aussi dans cette espèce et peut s'observer aisément dans la portion engainante formée par la base des cotylédons.

Araliacées. — *Hedera Helix*. — Cette plante peut être choisie comme exemple d'un développement accéléré. Dès la base de la radicule, les faisceaux alternes sont supprimés. Ainsi la radicule possède quatre faisceaux vasculaires alternes de même taille et également espacés. En se continuant dans l'hypocotyle, ces faisceaux subissent dans leur développement une accélération qui se traduit de la manière suivante.

Ils ne sont représentés dans l'hypocotyle que par des vaisseaux intermédiaires ou même par des vaisseaux superposés seulement.

Les faisceaux criblés sont continués dans les cotylédons. A

leur base on trouve deux faisceaux criblés, continuation de deux des faisceaux primitifs, séparés l'un de l'autre par un canal sécréteur qui occupe la ligne médiane. En dedans de chaque faisceau criblé se montrent plusieurs vaisseaux superposés disposés irrégulièrement.

Parfois, il persiste un ou plusieurs vaisseaux alternes ou

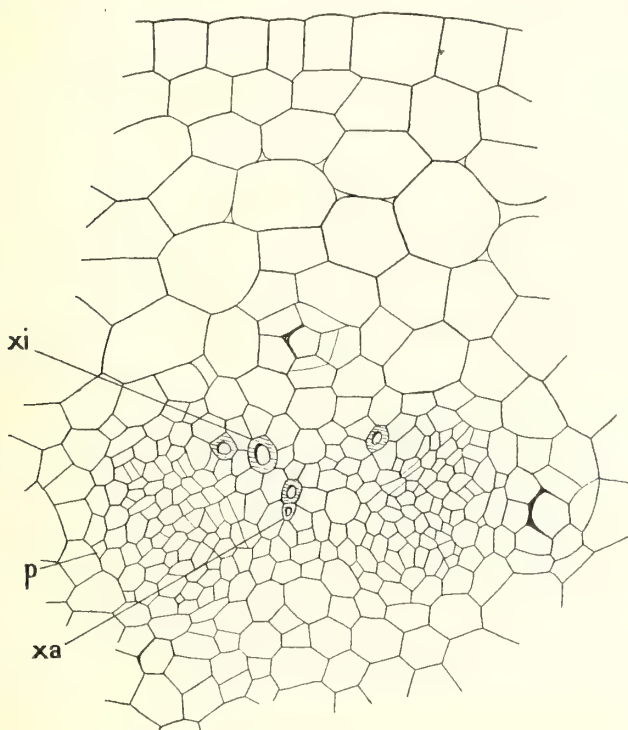


Fig. 173. — *Aralia Sieboldi.* — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon.

intermédiaires en dedans du canal sécréteur. Mais des différences individuelles nombreuses s'observent à ce point de vue, les divers faisceaux pouvant offrir une assez grande irrégularité dans le nombre, ainsi que dans la disposition des vaisseaux qui les représentent.

Aralia Sieboldi ou *Fatsia japonica.* — Les deux faisceaux criblés, peu étalés, sont continués de la radicule dans l'hypocotyle au sommet duquel ils sont continués chacun par deux demi-faisceaux criblés qui se montrent écartés l'un de l'autre

assez brusquement pour pénétrer, l'un dans le cotylédon antérieur, l'autre dans le cotylédon postérieur.

Les deux faisceaux vasculaires qui, dans la radicule, alternent avec les faisceaux criblés se continuent dans l'hypocotyle puis, se réfléchissant, sont continués ensuite chacun dans le cotylédon au plan médian duquel il correspond.

A la base du cotylédon, on trouve donc le faisceau vasculaire, continuation du faisceau vasculaire de l'hypocotyle, représenté, au début, par quelques vaisseaux alternes (xa, fig. 173), situés sur la ligne médiane, de part et d'autre desquels on a un demi-faisceau criblé (p, fig. 173) continuation de la moitié correspondante du faisceau criblé de l'hypocotyle. Comme d'ordinaire, dans le cotylédon, les deux demi-faisceaux criblés correspondent chacun à la moitié d'un faisceau différent de l'hypocotyle et par suite de la radicule. Par conséquent, la disposition alterne subsiste jusqu'à la base du cotylédon.

Ensuite, des vaisseaux intermédiaires (xi, fig. 173) se différencient de part et d'autre de la direction centripète. Puis, des vaisseaux superposés leur font suite et des cloisonnements secondaires se montrent entre les derniers tubes criblés et les derniers vaisseaux.

Primulacées. — *Androsace commutata.* — Cette Primulacée appartient aussi au type binaire dans lequel les deux faisceaux vasculaires arrivent à former ensemble, dans la radicule, une bande diamétrale complète, leurs vaisseaux alternes étant disposés sur une seule file radiale, sauf les premiers qui sont d'ordinaire deux côte à côte. Ces faisceaux vasculaires se continuent dans l'hypocotyle où leurs vaisseaux alternes les plus internes n'arrivent qu'à une certain distance du centre. Ils se continuent de là dans les cotylédons où persistent encore, à la base, un ou deux vaisseaux groupés sur la ligne médiane, en alternance avec les demi-faisceaux criblés qui continuent les deux faisceaux de l'hypocotyle.

La phase alterne a une courte durée dans le cotylédon et elle est représentée sur une hauteur assez faible. Après que les vaisseaux intermédiaires, souvent accolés aux précédents, se sont différenciés, les vaisseaux superposés leur font suite et les

formations secondaires se montrent, en dehors des premiers vaisseaux, produisant un arc cribro-vasculaire médian.

Anagallis arvensis. — Dans cet exemple, nous trouvons encore le type binaire, mais les deux faisceaux vasculaires présentent une accélération plus grande que dans l'espèce précédente. Ils sont encore représentés, au sommet de l'hypocotyle, par un vaisseau alterne, mais, à la base des cotylédons, ce vaisseau est supprimé, la première phase n'est pas représentée.

Au sommet de l'hypocotyle, les deux faisceaux criblés, continuations directes des faisceaux criblés de la radicule, sont continués chacun par deux demi-faisceaux criblés qui divergent fortement, de telle sorte que les deux moitiés appartenant à deux faisceaux différents arrivent à se rejoindre l'une l'autre sur la ligne médiane du cotylédon à sa base. Il en résulte que les premiers vaisseaux qui apparaissent dans le cotylédon sont des vaisseaux superposés.

Dans *A. platiphylla*, on peut encore observer la première phase à la base des cotylédons, l'accélération basifuge étant, dans cette espèce, moins grande que dans la précédente.

Primula officinalis. — Appartient au type binaire dans lequel la disposition primitive est représentée jusqu'au sommet de l'hypocotyle.

Mais, comme dans *Anagallis arvensis*, cette disposition n'est plus représentée à la base des cotylédons. C'est pendant le trajet oblique, qui va de l'hypocotyle aux cotylédons, que la première phase est supprimée. C'est toujours de la même manière que se produit la succession des vaisseaux précédents, mais dans ces exemples, il est plus malaisé de suivre les divers éléments successifs en raison de l'obliquité qu'ils présentent dans les coupes menées transversalement.

Lysimachia vulgaris offre une disposition tout à fait comparable à la précédente.

PLOMBAGINÉES. — *Statice latifolia.* — La radicule possède d'ordinaire quatre faisceaux criblés et quatre faisceaux vasculaires alternes. Chaque faisceau criblé est formé d'abord d'un seul tube criblé de forme losangique intercalé entre deux cellules du péricycle. Chaque faisceau vasculaire est formé de vaisseaux disposés en file radiale assez régulière.

Ces deux sortes de faisceaux se continuent dans l'hypocotyle, mais l'accélération basifuge se manifeste par la suppression des premiers vaisseaux qui a lieu à une certaine distance au-dessous des cotylédons, de sorte que vers le sommet de l'hypocotyle le système conducteur n'est représenté que par des vaisseaux intermédiaires (xi, fig. 174) disposés en un cercle plus ou moins régulier. Ce cercle n'est pas d'une régularité parfaite parce que tous les faisceaux n'ont pas toujours le même nombre de vaisseaux. Au voisinage du nœud cotylédonaire, les vaisseaux superposés se produisent et l'on a quatre faisceaux cribro-vasculaires dont deux correspondant aux nervures médianes des cotylédons, les deux autres correspondant à leurs nervures latérales. L'aspect qu'on observe dans l'hypocotyle, au niveau où disparaissent les vaisseaux alternes (fig. 174), rappelle l'aspect que l'on observe, au même niveau, chez beaucoup de Monocotylédones.

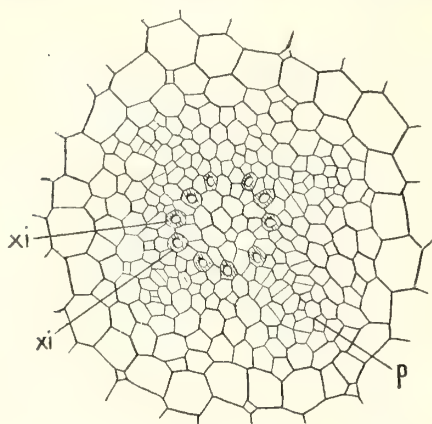


Fig. 174. — *Statice latifolia*. — Portion de coupe transversale du sommet de l'hypocotyle, montrant qu'à ce niveau la phase alterne n'est pas représentée.

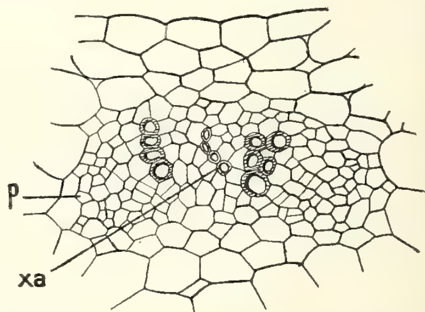


Fig. 175. — *Plumbago micrantha*. — Portion de coupe transversale du cotylédon, montrant la persistance des vaisseaux alternes xa.

Mais toutes les plantes de cette famille n'ont pas une accélération aussi grande. Ainsi chez *Plumbago micrantha*, la phase alterne persiste davantage et est bien représentée jusque dans le cotylédon (xa, fig. 175).

Ebénacées. — *Diospyros Lotus*. — On trouve quatre faisceaux criblés et quatre faisceaux vasculaires qui se con-

tinuent de la radicule dans l'hypocotyle. Mais dès la base de l'hypocotyle les deux faisceaux vasculaires intercotylédonaires ne sont représentés par aucun vaisseau, tandis que les deux autres se continuent jusque dans les cotylédons, où quelques vaisseaux, groupés sur la ligne médiane, représentent leur première phase.

Les quatre faisceaux criblés se continuent deux par deux dans les cotylédons où, à la base, ils demeurent séparés sur une courte distance.

L'accélération basifuge se manifeste, d'une part, par la suppression de la première phase dès la base de l'hypocotyle, pour deux des faisceaux vasculaires ; d'autre part, par la production précoce des cloisonnements secondaires ; enfin par l'avance que présentent les vaisseaux des cotylédons et du sommet de l'hypocotyle sur ceux de la radicule.

En effet, sur des plantules encore enfermées dans la graine et présentant au dehors une portion radiculaire longue de cinq à dix millimètres, on trouve plusieurs vaisseaux bien différenciés dans chaque faisceau, soit au sommet de l'hypocotyle, soit dans les cotylédons, alors que dans la portion inférieure de l'hypotyle et dans la radicule il n'y a encore aucun vaisseau différencié.

Tandis que, dans la radicule, la différenciation se montre à peu près égale pour les quatre faisceaux vasculaires, dans l'hypocotyle il en est tout autrement. Dès la base, pour les deux faisceaux intercotylédonaires, la différenciation est supprimée. On voit d'abord des cloisonnements secondaires apparaître suivant un cercle qui passe en dehors des deux faisceaux cotylédonaires, et c'est seulement après cette apparition, suivie immédiatement de la différenciation de nombreux tubes criblés, que les vaisseaux représentant les faisceaux intercotylédonaires se différencient. Ces vaisseaux sont superposés. A partir de ce niveau, ces deux faisceaux ne sont donc plus représentés que par leur dernière phase.

En rapport avec cette accélération, la production des formations secondaires, dans les cotylédons, réalise de bonne heure la disposition superposée qui vient masquer la disposition primitive.

SOLANACÉES. — *Datura Stramonium*. — Les deux faisceaux

vasculaires forment ensemble, dans la radicule, une bande diamétrale étroite. Les deux faisceaux criblés sont eux-mêmes peu élargis.

Dans l'hypocotyle, ces deux sortes de faisceaux sont continués, mais les deux faisceaux vasculaires ne se rejoignent pas au centre. Au sommet de l'hypocotyle, chaque faisceau criblé se continue par deux demi-faisceaux criblés qui vont l'un dans le cotylédon antérieur, l'autre dans le cotylédon postérieur.

Chaque faisceau vasculaire se continue directement dans le

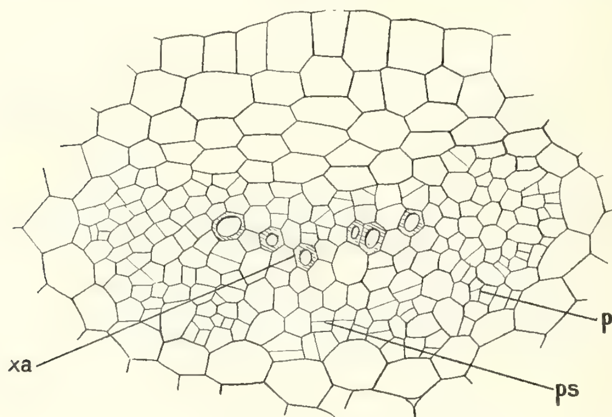


Fig. 176. — *Datura Stramonium.* – Portion de coupe transversale de la base du cotylédon. — ps, cloisonnement secondaire qui produit du phloème superposé en dehors du vaisseau alterne xa.

cotylédon au milieu duquel il correspond. Mais a la base du cotylédon il n'est représenté le plus souvent que par un ou deux vaisseaux alternes (xa, fig. 176). Ensuite, de part et d'autre, se montrent quelques vaisseaux intermédiaires qui sont situés un peu plus profondément que les précédents et d'ordinaire séparés d'eux par une ou deux cellules de conjonctif. De nouveaux vaisseaux se différencient à leur suite. Ces derniers éléments superposés (xs, fig. 177) sont plus ou moins irrégulièrement espacés.

Pendant longtemps on peut encore constater la présence des premiers vaisseaux entre les demi-faisceaux criblés (p, fig. 177).

C'est pourquoi Gérard dit au sujet de cette plante : « Le tissu conjonctif ne sépare pas la trachée primitive de la couche rhizogène, aussi voyons-nous les faisceaux vasculaires conser-

ver l'orientation centripète jusque dans les cotylédons. Les portions internes de ces faisceaux sont seules repoussées contre le liber.

« La trachée primitive doit jouer un rôle des plus importants dans la marche des phénomènes, *elle semble diriger les mouvements des faisceaux ligneux*. On dirait que cet élément joue le rôle d'un aimant : se déplace-t-il, les faisceaux le suivent ; s'arrête-t-il, ils font de même. Connaît-on sa situation, on pourra préjuger de l'orientation des faisceaux. »

Ces remarques de Gérard montrent combien cet auteur avait été frappé de la persistance de la disposition primitive.

A la base des cotylédons, des cloisonnements se montrent en dehors des vaisseaux primitifs et il se produit des tubes criblés dans la région médiane, ultérieurement.

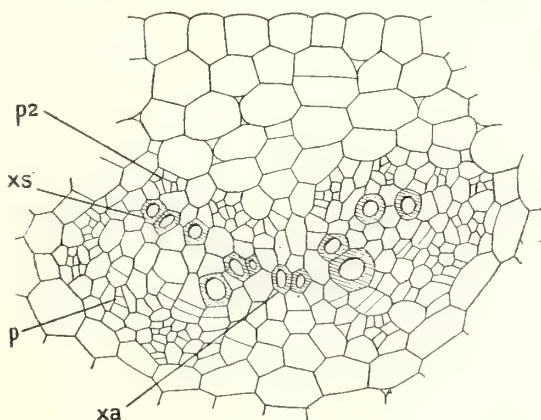


Fig. 177. — *Datura Stramonium*. — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon. — État plus âgé que le précédent. — p2, tubes criblés surajoutés en dedans du xylème.

Il nous faut signaler ici la formation de tubes criblés supplémentaires, qui se montrent à la base de l'hypocotyle et se trouvent situés là à la face interne des faisceaux criblés primitifs, au contact de sa région moyenne. A mesure qu'on s'élève dans l'hypocotyle, les tubes criblés supplémentaires qui continuent les précédents se montrent situés de plus en plus profondément et, à un certain niveau, ils forment de chaque côté un petit îlot isolé, dans le conjonctif placé entre les vaisseaux superposés des deux faisceaux vasculaires. Leur situation relative se modifie à nouveau, à mesure qu'on s'élève au sommet de l'hypocotyle où ils sont répartis en petits groupes disposés suivant un cercle, en dedans des vaisseaux.

A la base des cotylédons, ils se montrent (p_2, fig. 177) de même, en dedans des vaisseaux, et leur différenciation précède d'ordinaire la différenciation des tubes criblés supplémentaires de la base de l'hypocotyle, par suite de l'accélération basifuge.

Atropa Belladona. — Dans la radicule, les deux faisceaux vasculaires forment une bande vasculaire diamétrale qui s'observe encore dans la portion basilaire de l'hypocotyle. Mais au-dessus, les vaisseaux alternes ne se rejoignent pas au centre qui est occupé par du conjonctif.

Les deux faisceaux vasculaires sont continués directement dans les cotylédons, à la base desquels, au début, ils sont représentés par quelques vaisseaux groupés sur la ligne médiane.

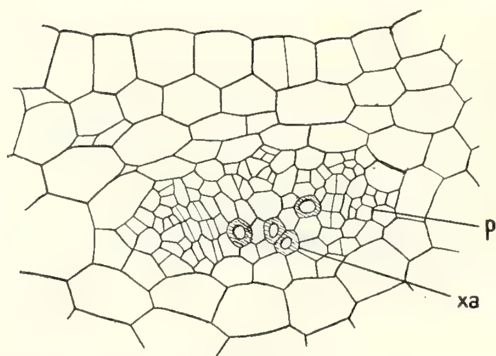


Fig. 178. — *Atropa Belladona.* — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon, montrant les tubes criblés surajoutés en dedans du xylème.

Les deux faisceaux criblés, au-dessous des cotylédons, sont continués chacun par deux demi-faisceaux criblés qui vont aux cotylédons à la manière ordinaire.

D'après Gérard, « le renversement des faisceaux vasculaires est encore moins prononcé chez la Belladone que dans le Datura. Ils pénètrent dans les cotylédons à l'état de V. Cet état d'infériorité tient non seulement à l'attache persistante des trachées primitives à la couche rhizogène, mais aussi au peu d'amplitude du cylindre central qui ne permet pas les mouvements ».

Pour nous, il s'agit simplement d'une moindre accélération qui se traduit par la persistance de la disposition alterne (xa, fig. 178) jusque dans les cotylédons. C'est dans la base des cotylédons que se montrent successivement les vaisseaux intermédiaires, puis les vaisseaux superposés, et plus tard, quand les vaisseaux alternes et intermédiaires ont disparu, la disposition superposée subsiste seule. De même, si l'on s'éloigne au-dessus de la base des cotylédons, on constate que, les premières phases étant supprimées, les vaisseaux qui se

montrent en premier lieu sont des vaisseaux superposés. Par conséquent, à ce niveau, le mouvement que suppose Gérard se réaliserait donc, bien que l'amplitude de la région centrale soit, dans le pétiole cotylédonaire, encore plus réduite que dans l'hypocotyle.

Après la différenciation des premiers vaisseaux, on voit, à la base des cotylédons, quelques cloisonnements se produire en dedans de ces vaisseaux. Ils donnent naissance aux tubes criblés supplémentaires qui se montrent depuis la base de l'hypocotyle, comme dans *Datura Stramonium*.

Nicandra physaloides. — La marche de l'évolution rappelle beaucoup celle de la plante précédente. La disposition primitive persiste jusque dans les cotylédons où le faisceau vasculaire est d'abord représenté par un (xa, fig. 179) ou plusieurs vaisseaux alternes. De part et d'autre de ces vaisseaux se montrent ensuite quelques vaisseaux plus ou moins espacés l'un de l'autre, qui se trouvent en superposition avec les groupes criblés.

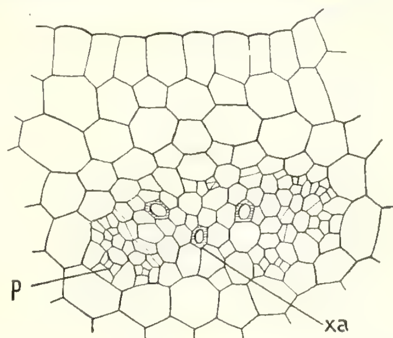


Fig. 179. — *Nicandra physaloides*. — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon montrant les premiers cloisonnements qui donnent naissance aux tubes criblés en dessus du xylème.

Des tubes criblés surajoutés apparaissent en dedans des vaisseaux, aussi bien des vaisseaux alternes que des vaisseaux superposés, à la base des cotylédons.

On trouve aussi, dans les cotylédons de *Physalis Francheti*, cette persistance de l'état primitif, de même qu'on y voit les tubes criblés surajoutés se différencier en dedans des vaissseaux, après les premiers tubes criblés ordinaires.

Borraginées. — Dans cette famille, les premiers états du développement de l'appareil conducteur présentent une grande uniformité. Nous avons étudié un assez grand nombre d'espèces empruntées à des genres différents, et nous n'avons trouvé aucune différence exigeant une description spéciale.

Anchusa officinalis. — Les deux faisceaux vasculaires alternes

de la radicule se continuent dans tout l'hypocotyle, mais vers la partie supérieure ils ne sont représentés que par les derniers vaisseaux alternes ; à plus forte raison on ne constate que ces derniers, à la base des cotylédons, où se continuent les faisceaux vasculaires (xa, fig. 180).

Les faisceaux criblés, peu étalés dans la radicule sont plus étalés dans l'hypocotyle et, au niveau de l'insertion des cotylédons, ils sont continués chacun par deux demi-faisceaux criblés qui, s'écartant brusquement l'un de l'autre, se continuent l'un dans un cotylédon, l'autre dans le cotylédon opposé.

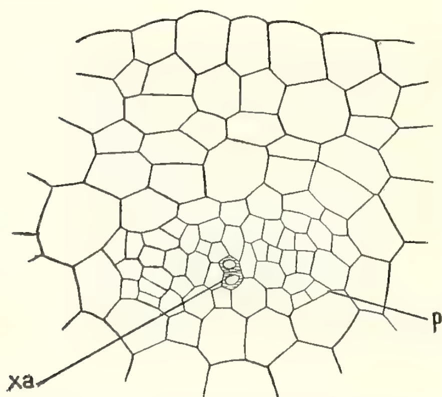


Fig. 180. — *Anchusa officinalis.* — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon.

A la base du cotylédon, on trouve donc deux demi-faisceaux criblés (p, fig. 180) et entre eux un faisceau vasculaire représenté par quelques vaisseaux alternes situés sur la ligne médiane.

L'alternance des deux sortes d'éléments conducteurs, encore très nette à la base, devient de moins en moins marquée, à mesure qu'on s'éloigne de la base du cotylédon. Bientôt les deux demi-faisceaux criblés se montrent au contact sur la ligne médiane et, à ce niveau, les premiers vaisseaux sont seulement des vaisseaux superposés.

A la base des cotylédons, de nouveaux vaisseaux se différencient à la suite des précédents. Ces vaisseaux sont situés de part et d'autre des vaisseaux alternes avec lesquels ils dessinent un V plus ou moins ouvert, représentant là la phase intermédiaire. Puis se montrent les vaisseaux superposés. A ce moment apparaissent des cloisonnements secondaires entre ces vaisseaux et les derniers tubes criblés. Ces cloisonnements se forment aussi, en dehors des vaisseaux alternes, entre les deux demi-faisceaux criblés. Ils donnent naissance à des éléments aux dépens desquels se formeront de nouveaux tubes criblés et de nouveaux vaisseaux tous superposés, qui constitueront un arc

cribro-vasculaire unique et médian, en dedans duquel l'alternance primitive sera plus ou moins visible.

Dans l'hypocotyle, les mêmes formations se produiront successivement, mais avec une lenteur d'autant plus grande qu'on considérera un niveau plus rapproché de la radicule.

Dans *Borrago officinalis*, on peut aussi constater, jusque dans la base des cotylédons, la persistance des vaisseaux alternes qui représentent la première phase du développement.

Dans la partie supérieure de l'hypocotyle, les vaisseaux alternes sont d'ordinaire placés en une file radiale dont la continuité est facile à observer, depuis la radicule jusqu'à la base du cotylédon. Les deux faisceaux criblés alternes de la radicule se continuent jusqu'au niveau des cotylédons, puis sont continués par deux demi-faisceaux criblés qui s'écartent brusquement l'un de l'autre pour se rendre aux cotylédons. Chacun d'eux se poursuit, d'une part en un fascicule qui brusquement s'écarte vers le bord du cotylédon pour constituer la nervure latérale ; la plus grande portion, d'autre part, se rapproche de la ligne médiane, où elle s'unit à la portion symétrique correspondant à l'autre faisceau criblé de la radicule. A partir du niveau où cette union est réalisée les premiers vaisseaux qui se différencient sont des vaisseaux superposés.

Cerinthe minor. — Par la disposition de ses vaisseaux alternes en une file radiale qui se montre souvent conservée jusque dans la base de ses cotylédons, cette plante est un des exemples les meilleurs que la famille des Borraginées nous ait offerts pour notre étude. Chaque demi-faisceau criblé se continue dès la base du cotylédon par un fascicule qui se dirige à angle droit pour devenir une nervure latérale ; la portion la plus grande, voisine des vaisseaux alternes, se continue suivant la ligne médiane où elle fait partie de la nervure médiane. Toutes les Borraginées examinées présentent ainsi une nervure latérale naissant dès la base du cotylédon.

Une description analogue s'appliquerait à *C. aspera* ainsi qu'à *Lithospermum officinale* (fig. 181) et à *Eutoca Franklini* qui montre à la base de ses cotylédons une alternance très nette, pendant le premier stade du développement.

Lycopsis arvensis. — L'accération basifuge est d'ordinaire un

peu plus grande dans cette espèce que dans la précédente.

En outre, dans la partie supérieure de l'hypocotyle les vaisseaux alternes, au lieu d'être placés en file radiale de façon à constituer une bande vasculaire étroite et très saillante vers l'intérieur, sont groupés en une bande plus large et moins saillante. Mais les deux faisceaux vasculaires et les deux faisceaux criblés se comportent de la même manière que précédemment.

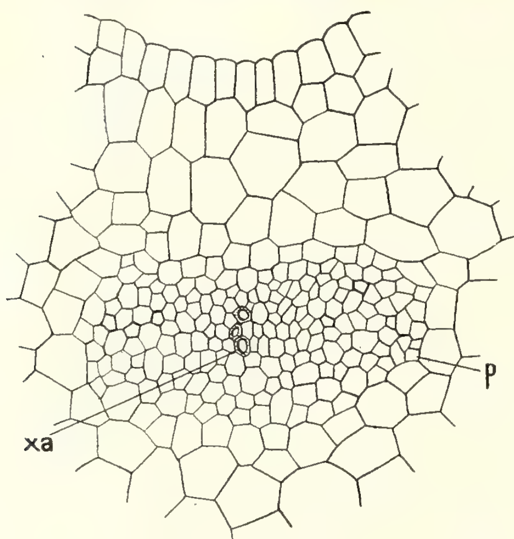


Fig. 181. — *Lithospermum officinale.* — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon où l'alternance des premiers vaisseaux xa est exagérée par l'orientation et l'écartement des demi-faisceaux criblés p.

Dans *Symphitum officinale* on a encore une marche du développement presque identique. L'arrangement des vaisseaux alternes est quelquefois plus régulier, et par suite la persistance de cet état primitif est plus facile à constater, dans la base des cotylédons.

Echium creticum. — Le développement se montre plus accéléré que dans *Anchusa officinalis*, car dès la base du cotylédon la disposition alterne disparaît ou n'est plus représentée que par un seul vaisseau (xa, fig. 182) situé très profondément. De part et d'autre se montrent rapidement des

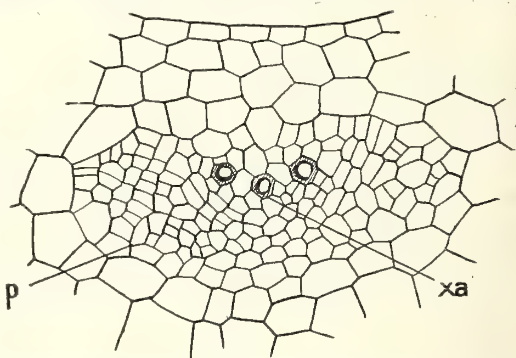


Fig. 182. — *Echium creticum.* — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon. — La phase alterne est représentée par un seul vaisseau xa.

vaisseaux intermédiaires ou même des vaisseaux superposés, car en général les premiers de ces vaisseaux sont séparés de la ligne médiane, par une ou plusieurs cellules demeurées à l'état de parenchyme.

Des cloisonnements secondaires se produisent rapidement entre ces vaisseaux et les derniers tubes criblés et ces cloisonnements se forment aussi en dehors du vaisseau alterne, ce qui masque complètement plus tard la disposition alterne du début.

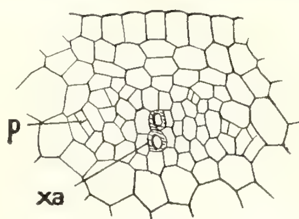


Fig. 183. — *Phacelia campanulata*. — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon.

Enfin dans *Cynoglossum japonicum* la disposition alterne est conservée aussi jusque dans la base des cotylédons.

Hydrophyllées. — *Phacelia campanulata*. — A la base des cotylédons deux vaisseaux alternes (xa, fig. 183) disposés en file radiale représentent d'ordinaire la première phase, montrant avec les faisceaux criblés (p, fig. 183) une alternance très nette.

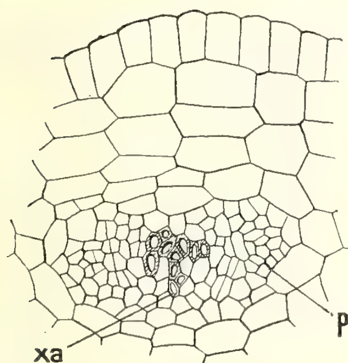


Fig. 184. — *Nemophila Menziesii*. — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon. — L'orientation des demi-faisceaux criblés p, rend l'alternance des plus évidentes.

Nemophila discoidalis. — Le faisceau vasculaire est représenté encore à la base du cotylédon par plusieurs vaisseaux alternes (xa, fig. 184) disposés en file radiale, ce qui permet de reconnaître la disposition primitive avec la plus grande netteté. En outre, chaque demi-faisceau criblé (p, fig. 184) est fortement incliné l'un vers l'autre, ce qui rend l'alternance encore plus marquée. De part et d'autre des faisceaux alternes différenciés en dernier lieu se montrent bientôt d'autres vaisseaux qui se trouvent de suite en superposition avec les groupes criblés, en raison de l'inclinaison offerte par ces derniers. Les cloisonnements secondaires apparaissent aussi très rapidement.

Polémoniées. — *Collomia grandiflora.* — La disposition alterne demeure bien conservée, à la base des cotylédons, où plusieurs vaisseaux alternes se montrent entre les deux groupes criblés notablement écartés l'un de l'autre, dans la nervure médiane.

Ensuite, des vaisseaux intermédiaires et superposés se produisent, et quand les premiers vaisseaux différenciés ont disparu, on a deux groupes cribro-vasculaires qui paraissent séparés l'un de l'autre.

Dans les nervures latérales, qui prennent naissance à la façon ordinaire, les premiers vaisseaux sont superposés.

Nous avons suivi aussi le développement dans *Leptosiphon californica*, une autre plante de cette famille, qui est un bon exemple pour constater la persistance de la disposition alterne jusqu'à la base des cotylédons.

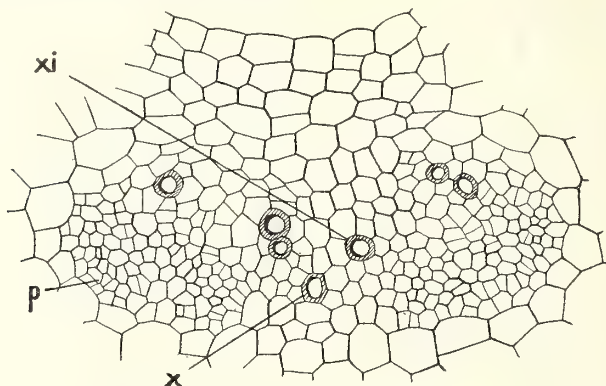


Fig. 185. — *Gilia tricolor*. — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon montrant une séparation bien marquée entre les vaisseaux correspondant aux différentes phases.

Gilia tricolor. — Montre aussi, dans ses cotylédons, une persistance de la disposition primitive qu'il est facile de constater avant l'épanouissement des cotylédons. Le faisceau vasculaire est représenté, au début, dans leur base par un vaisseau alterne, d'autant plus facile à constater qu'il est situé très peu profondément (x, fig. 185) entre les deux faisceaux criblés déjà très développés.

Les vaisseaux intermédiaires (xi, fig. 185) qui se montrent ensuite sont séparés d'ordinaire du vaisseau alterne, par

plusieurs cellules demeurées à l'état de parenchyme ; puis les vaisseaux superposés se différencient à leur tour.

CONVOLVULACÉES. — *Convolvulus tricolor.* — Les quatre faisceaux criblés qui, dans la radicule, alternent avec quatre faisceaux vasculaires sont continués, dès la base de l'hypocotyle, chacun par deux demi-faisceaux criblés qui se montrent écartés l'un de l'autre et rapprochés des faisceaux vasculaires. Par conséquent, dans la plus grande partie de l'hypocotyle, chacun des quatre faisceaux vasculaires est accompagné par deux demi-faisceaux criblés situés l'un à droite, l'autre à gauche. Ces demi-faisceaux criblés font un peu saillie vers l'extérieur, ce qui donne une apparence festonnée à la région centrale.

Au début, les deux faisceaux vasculaires, qui correspondent au plan médian des deux cotylédons, présentent une certaine avance dans leur différenciation. Ils peuvent avoir un ou deux vaisseaux bien différenciés, alors que les deux autres faisceaux n'ont encore aucun vaisseau distinct.

Un peu plus tard, ces derniers reprennent cette avance et offrent aussi deux vaisseaux alternes, mais ces vaisseaux sont souvent côte à côte, et non en file radiale, comme cela a lieu d'ordinaire dans les deux premiers faisceaux.

Au niveau de l'insertion des cotylédons, les deux premiers faisceaux vasculaires, toujours représentés par un ou deux vaisseaux alternes, sont continués directement dans les cotylédons qui leur correspondent. En même temps, les demi-faisceaux criblés qui les accompagnent se réfléchissent aussi pour les suivre dans ce trajet.

Les deux autres faisceaux vasculaires subissent une accélérations basifuge plus grande. Au niveau de l'insertion des cotylédons, leurs vaisseaux alternes sont supprimés, les vaisseaux qui leur font suite se réfléchissent très brusquement en sens contraire, c'est-à-dire ceux qui se trouvent à droite de la direction centripète se dirigent vers la droite, ceux qui se trouvent à gauche de cette direction se dirigent vers la gauche, de sorte qu'ils se rapprochent des premiers faisceaux vasculaires.

Les demi-faisceaux criblés qui, au sommet de l'hypocotyle, accompagnaient ces seconds faisceaux vasculaires, se réfléchis-

sent brusquement du côté qui leur correspond et arrivent au contact des autres demi-faisceaux criblés. En d'autres termes, les demi-faisceaux criblés provenant du partage, fait à la base de l'hypocotyle, d'un même faisceau criblé primitif se réunissent l'un à l'autre à la base du cotylédon. Mais avant que cette réunion soit effectuée, une partie de ces demi-faisceaux se

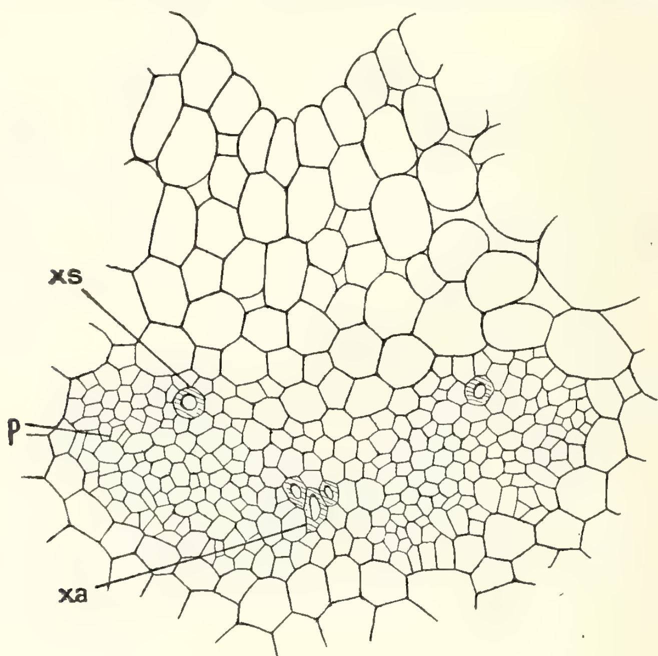


Fig. 186. — *Convolvulus tricolor*. — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon. — Les premiers vaisseaux superposés xs appartiennent aux faisceaux vasculaires intercotylédonaires primitifs, tandis que les vaisseaux alternes xa et les deux vaisseaux intermédiaires appartiennent au faisceau cotylédonaire primitif.

continue séparément en un fascicule qui va contribuer à la formation de la nervure latérale, tandis que l'autre portion s'unit avec le demi-faisceau pour constituer la nervure médiane.

A la base du cotylédon, on trouve donc sur la ligne médiane, au début, quelques vaisseaux alternes (xa, fig. 186) qui sont la continuation d'un premier faisceau vasculaire de la radicule, et à droite et à gauche un groupe criblé (p, fig. 186) qui est la continuation indirecte et incomplète d'un faisceau criblé de la radicule.

En effet, chaque groupe correspond à la moitié de ce faisceau criblé radiculaire et à une grande partie de l'autre moitié, le reste se continuant dans la nervure latérale.

En dedans de chaque groupe criblé de la nervure médiane, se montrent aussi quelques vaisseaux superposés qui correspondent aux seconds faisceaux vasculaires. Il n'y a encore qu'un seul vaisseau superposé (xs, fig. 186), dans la coupe représentée.

Ainsi, la nervure médiane du cotylédon a une origine complexe. Sa portion médiane correspond à l'un des faisceaux cotylédonaires de la radicule. De chaque côté, sa partie criblée correspond à la plus grande partie d'un faisceau criblé de la radicule. Enfin, les vaisseaux superposés correspondent à la moitié des faisceaux intercotylédonaires primitifs.

Quand le développement est plus avancé, il se produit, de part et d'autre des vaisseaux médians, de nouveaux vaisseaux appartenant au premier faisceau vasculaire qui arrivent à former, avec les vaisseaux superposés appartenant aux seconds faisceaux, un arc vasculaire ayant en apparence une origine unique.

Il est intéressant de remarquer que dans la même nervure il peut exister une différence assez grande entre deux faisceaux primitifs, l'un ayant subi une évolution plus rapide que l'autre.

Ipomaea purpurea. — Cette espèce a été étudiée par Gérard, qui a décrit le passage de la même façon que pour le *Tagetes erecta*, en remarquant que les phénomènes portent sur quatre faisceaux vasculaires.

Comme dans le *Convolvulus tricolor* les quatre faisceaux criblés s'étalent beaucoup, dès la base de l'hypocotyle, en restant plus épais dans la portion voisine du faisceau vasculaire.

Des quatre faisceaux vasculaires, les deux qui correspondent au plan médian des cotylédons se continuent directement jusque dans les cotylédons, représentés au début, dans tout l'hypocotyle, par un ou deux vaisseaux nettement alternes qui conservent la même disposition, sur une certaine longueur de la base des cotylédons. Les deux autres faisceaux vasculaires présentent une accélération plus grande ; aussi, dans la partie

supérieure de l'hypocotyle, leurs vaisseaux alternes ne sont plus représentés. En dehors de la place occupée, à un niveau inférieur, par ces vaisseaux alternes, les faisceaux criblés continuant de s'étaler, par la différenciation de tubes criblés intermédiaires, puis superposés, arrivent à s'unir, et les premiers vaisseaux qui se différencient désormais sont des vaisseaux superposés.

Au niveau marqué par une légère échancrure indiquant la séparation des cotylédons, on constate que les vaisseaux superposés de ces seconds faisceaux se montrent en deux groupes qui s'écartent brusquement l'un de l'autre et pénètrent dans les cotylédons où ils sont réunis latéralement aux vaisseaux appartenant aux premiers faisceaux.

Les portions criblées qui se montraient réunies plus bas se trouvent écartées et se continuent en totalité, l'une dans un cotylédon, l'autre dans le cotylédon opposé. Pendant ce passage, une partie du faisceau criblé s'isole du reste pour constituer une nervure latérale, la plus grande partie entrant dans la formation de la nervure médiane.

Il en résulte qu'une coupe de la base du cotylédon montre une nervure médiane assez développée et de chaque côté une nervure latérale de petite taille.

La nervure médiane est formée de deux arcs criblés qui correspondent à la presque totalité de deux faisceaux criblés de la radicule. Entre ces arcs criblés se trouve un vaisseau alterne qui représente le premier faisceau vasculaire. En dedans des arcs criblés on voit aussi, dans leur portion la plus éloignée de la ligne médiane, plusieurs vaisseaux superposés qui représentent le second faisceau vasculaire de la radicule.

Très rapidement, de nouveaux vaisseaux s'ajoutent aux précédents, et l'on a bientôt une douzaine de vaisseaux, disposés en un arc assez régulier, qui donnent l'illusion d'un faisceau unique mais qui, en réalité, correspondent à deux faisceaux vasculaires distincts, aussi bien dans l'hypocotyle que dans la radicule. Les vaisseaux superposés qui avoisinent la région médiane appartiennent aux premiers faisceaux, les vaisseaux latéraux appartiennent aux seconds faisceaux auxquels il faut ajouter aussi les vaisseaux de la nervure latérale.

APOCYNÉES. — *Vinca major.* — Cette plante est un des bons exemples que l'on peut citer pour l'étude des différentes phases du développement dans les cotylédons.

Il n'est même pas indispensable de s'adresser à des plantules très jeunes pour faire cette étude parce que, même après l'apparition des cloisonnements secondaires, on peut encore reconnaître facilement les éléments qui correspondent à la phase primitive.

Les deux faisceaux vasculaires sont formés, dans la radicule, de vaisseaux disposés en file radiale, qui arrivent à former ensemble une bande diamétrale complète. Ils se continuent dans l'hypocotyle, et leurs vaisseaux alternes demeurent nombreux et disposés en file radiale, mais les deux faisceaux, au lieu de se rejoindre au centre, laissent entre leurs derniers vaisseaux alternes un grand espace central, surtout vers le sommet de l'hypocotyle, où la région centrale présente un élargissement très marqué suivant le diamètre vasculaire. Ces deux faisceaux vasculaires se continuent directement, chacun dans le cotylédon auquel il correspond et, dans la base des cotylédons, ils conservent, sur une certaine longueur, leur état primitif.

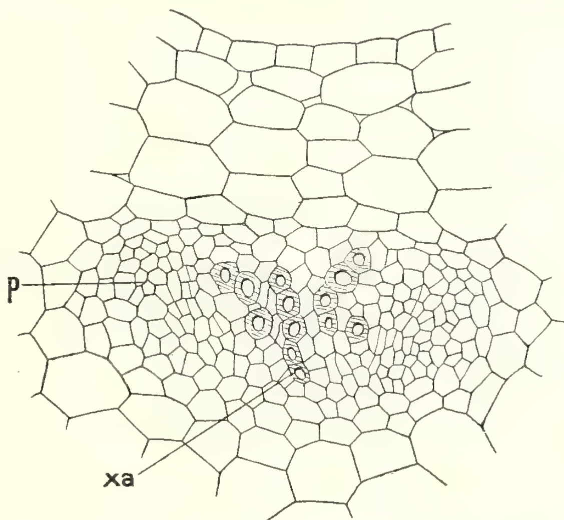


Fig. 187. — *Vinca major.* — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon.

Les deux faisceaux criblés se continuent aussi jusqu'au sommet de l'hypocotyle, où chacun d'eux est suivi par deux demi-faisceaux criblés qui se rendent dans les cotylédons.

A la base des cotylédons, les vaisseaux alternes (xa, fig. 187), au nombre de quatre à six, disposés en file sur la ligne médiane,

séparent l'un de l'autre les deux demi-faisceaux criblés (p, fig. 187).

Ensuite, les vaisseaux intermédiaires se différencient de part et d'autre et se montrent répartis assez irrégulièrement. Ils sont suivis par les vaisseaux superposés qui se montrent rapidement. Les cloisonnements secondaires se produisent et les éléments vasculaires qui en résultent se différencient d'abord dans une direction presque perpendiculaire au plan médian du cotylédon, en raison de l'inclinaison que présentent les deux faisceaux criblés.

On peut constater la persistance des vaisseaux alternes, après la différenciation de plusieurs vaisseaux secondaires.

Au point où ils pénètrent dans ls cotylédons, les demi-faisceaux criblés se continuent, pour la plus grande partie, en se rapprochant de la ligne médiane, afin de constituer la nervure médiane dont nous venons de parler, tandis que la portion marginale se continue en un fascicule qui s'écarte brusquement vers le bord pour aller dans une nervure latérale.

Ces nervures latérales ne possèdent que des vaisseaux superposés qui apparaissent après la différenciation des vaisseaux primitifs, dans la nervure médiane.

Amsonia Tabernæmontana. — Cette plante possède quatre faisceaux criblés et quatre faisceaux vasculaires dans sa radicule. Ces deux sortes de faisceaux se continuent dans l'hypocotyle, mais les deux faisceaux vasculaires intercotylédonaires se réduisent progressivement et, au-dessous des cotylédons, ils ne sont plus représentés, à un certain moment, par aucun vaisseau, tandis que les deux autres sont continués directement jusque dans les cotylédons et sont représentés, au sommet de l'hypocotyle, par trois à quatre vaisseaux alternes.

Les quatre faisceaux criblés accompagnent deux par deux chaque faisceau vasculaire persistant dans le cotylédon qui lui correspond, de sorte qu'à la base de ce dernier, on trouve deux de ces faisceaux criblés séparés l'un de l'autre, par deux ou trois vaisseaux alternes qui représentent là le faisceau vasculaire.

Ainsi, dans chaque cotylédon, on a un faisceau vasculaire, continuation directe d'un faisceau vasculaire de la radicule, et

deux faisceaux criblés qui sont aussi la continuation directe de deux des faisceaux criblés de la radicule.

De part et d'autre des vaisseaux alternes, on voit ensuite se différencier d'autres vaisseaux, qui se montrent bientôt nettement superposés.

Au niveau où les vaisseaux alternes des faisceaux intercoty-

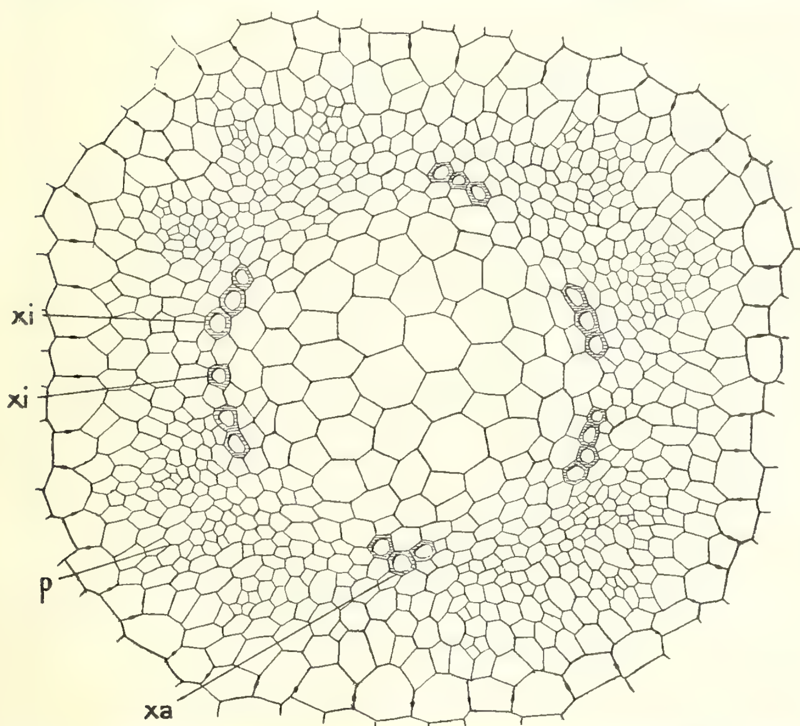


Fig. 188. — *Periploca graeca.* — Portion de coupe transversale de la base de l'hypocotyle. — xa, vaisseau alterne du faisceau cotylédonaire ; xi, vaisseaux intermédiaires du faisceau intercotylédonaire qui offre une accélération plus grande.

lédonaires se trouvent supprimés, on voit aussi apparaître, de part et d'autre de la direction centripète primitive, des vaisseaux intermédiaires et superposés qui, à partir de ce niveau, représentent seuls ces faisceaux.

ASCLÉPIADÉES. — *Periploca graeca.* — La stèle de la radicule a une forme carrée et les quatre angles sont occupés par les quatre faisceaux vasculaires dont les vaisseaux sont groupés en îlots de forme irrégulière au lieu de présenter la disposition radiale.

L'accélération se manifeste dès la base de l'hypocotyle. Déjà, sur des coupes où se voit l'assise pilifère, les vaisseaux externes ou premiers vaisseaux alternes sont supprimés.

Seuls quelques vaisseaux des plus internes (xa, fig. 188) se différencient, suivis aussitôt, de part et d'autre, par quelques vaisseaux intermédiaires qui forment avec les précédents un arc assez régulier. Les derniers vaisseaux alternes eux-mêmes sont supprimés dans deux des faisceaux où les premiers vaisseaux sont intermédiaires (xi, fig. 188).

Au-dessus, sur des coupes qui suivent presque immédiatement la précédente, on constate que la réduction des deux derniers faisceaux vasculaires, qui sont les faisceaux intercotylédonaires, est plus grande encore, puisqu'ils ne sont représentés par aucun vaisseau.

Les deux autres faisceaux vasculaires sont continués dans le haut de l'hypocotyle, mais leurs vaisseaux alternes sont supprimés de sorte qu'ils ne sont représentés, dans la plus grande partie de l'hypocotyle, que par des vaisseaux intermédiaires ou superposés. Ils se continuent dans les cotylédons où ils forment, en dedans des deux groupes criblés, un arc vasculaire interrompu sur la ligne médiane.

Les quatre faisceaux criblés se modifient peu à peu à partir de la base de l'hypocotyle et, au sommet, ils se trouvent continués par un cercle criblé assez épais d'apparence continue auquel font suite quatre groupes criblés qui, deux par deux, se rendent dans les cotylédons à la base desquels ils se montrent peu écartés l'un de l'autre.

Oléacées. — *Syringa vulgaris*. — C'est encore au type binaire que cette plante appartient, mais elle présente une accélération qui se manifeste à peu de distance de la base de l'hypocotyle.

Chaque faisceau criblé primitif est continué par deux demi-faisceaux criblés qui se montrent assez écartés l'un de l'autre. Vers le sommet de l'hypocotyle leur écartement s'accentue davantage, de sorte que, durant leur trajet vers le cotylédon, ils se rapprochent beaucoup des faisceaux vasculaires.

Comme, d'autre part, ces faisceaux vasculaires ne sont plus représentés que par leurs derniers vaisseaux alternes, c'est-à-

dire les plus internes, les demi-faisceaux criblés émanés de deux faisceaux primitifs différents tendent à se rapprocher l'un de l'autre en dehors de ces vaisseaux, par suite de la formation de tubes criblés, intermédiaires et superposés, qui se forment aux dépens des cellules situées en dehors de ces vaisseaux alternes.

En raison de la rapidité avec laquelle ces modifications s'accomplissent, à mesure qu'on s'élève, on ne peut constater la persistance de la première phase à la base des cotylédons, car à ce niveau elle est d'ordinaire complètement supprimée.

Mais on peut trouver, parmi les Oléacées, un exemple favorable pour constater jusque dans les cotylédons la persistance de la phase alterne, en prenant la plante suivante.

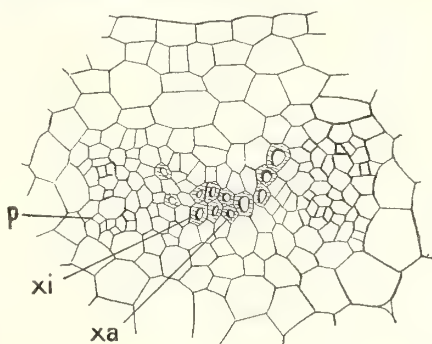


Fig. 189. — *Forsythia suspensa.* — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon.

Forsythia suspensa. — Les deux faisceaux vasculaires sont continués dans l'hypocotyle où leurs vaisseaux alternes sont disposés en file radiale et sont encore représentés dans la base des cotylédons par plusieurs vaisseaux alternes.

Les deux faisceaux criblés sont de même continués dans l'hypocotyle où ils se montrent assez étalés, puis, au niveau de l'insertion des cotylédons, ils se continuent chacun par deux demi-faisceaux criblés qui vont, l'un dans le cotylédon antérieur, l'autre dans le cotylédon postérieur,

A la base du cotylédon, les demi-faisceaux criblés (p, fig. 189) demeurent, sur une certaine hauteur, notablement écartés l'un de l'autre, de telle sorte que l'alternance des éléments criblés et vasculaires (xa, fig. 189) demeure facile à constater.

Ensuite, des vaisseaux intermédiaires (xi, fig. 189) se différencient, les phases suivantes succédant à la phase alterne selon la manière ordinaire.

Scrofulariacées. — Le genre *Melampyrum* fournit aussi un bon exemple de la persistance de l'état primitif dans les cotylé-

dons. Même après l'épanouissement des cotylédons, on peut constater, sur une grande portion de leur base, cette persistance, grâce à l'écartement que conservent les deux groupes criblés (p, fig. 190) après la disparition des vaisseaux alternes (xa, fig. 190).

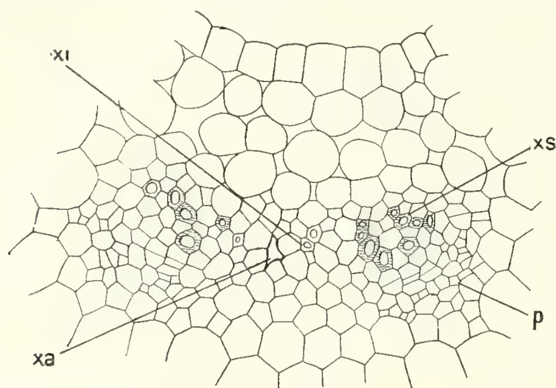


Fig. 190. — *Melampyrum.* — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon. — xa, vestiges des vaisseaux alternes; xi, vaisseaux intermédiaires en voie de résorption ; xs, vaisseaux superposés.

Labiées. — Parmi les Labiées, on peut choisir le *Lamium album* au sujet duquel j'ai déjà fait paraitre une Note dans laquelle cette plante est indiquée comme un bon exemple pour constater la succession des différentes phases du second cycle dans les cotylédons.

Les deux faisceaux criblés et les deux faisceaux vasculaires alternes sont continués de la radicule jusqu'au sommet de l'hypocotyle. Là, les faisceaux criblés sont continués à leur tour, l'un dans le cotylédon droit, l'autre dans le cotylédon gauche ; tandis que chacun des faisceaux vasculaires est continué dans le cotylédon au plan médian duquel il correspond.

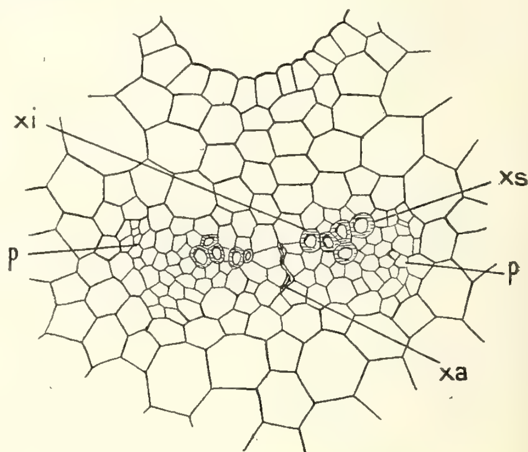


Fig. 191. — *Lamium album.* — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon. — *xa,* vaisseaux alternes en voie de résorption.

A la base du jeune cotylédon, on trouve sur la ligne médiane

le faisceau vasculaire représenté par plusieurs vaisseaux et de chaque côté un demi-faisceau criblé.

Ensuite se différencient, de part et d'autre des derniers vaisseaux alternes, des vaisseaux intermédiaires (xi, fig. 191), puis des vaisseaux superposés (xs, fig. 191). En même temps, les premiers vaisseaux alternes d'abord entrent en voie de régression, puis tous les vaisseaux alternes s'atrophient et sont résorbés (xa, fig. 191), ainsi qu'on peut le constater aisément.

Phlomis tuberosa. — Appartient au type binaire comme *Lamium album.* Dans la base des cotylédons, les premiers vaisseaux alternes (xa, fig. 192) sont représentés, ainsi qu'on peut les voir, au voisinage du bord externe des groupes criblés (p, fig. 192), ce qui rend l'alternance des plus nettes. Ensuite, les vaisseaux intermédiaires (xi, fig. 192), puis les vaisseaux superposés se différencient. Ces vaisseaux divergent tout en demeurant dans l'espace médian compris entre les deux groupes criblés.

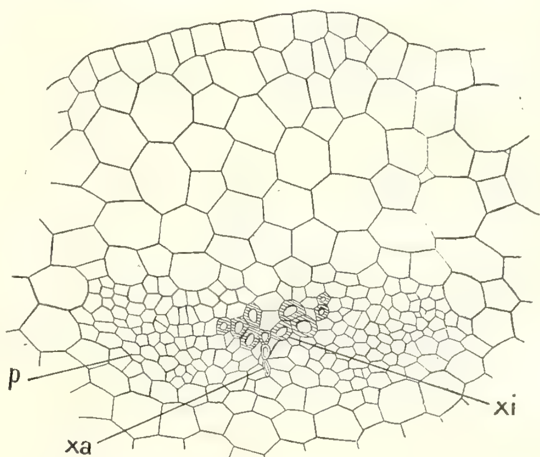


Fig. 192. — *Phlomis tuberosa.* — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon. — xa, vaisseaux superposés en voie de résorption.

Des cloisonnements secondaires se montrent en relation avec les deux groupes criblés, offrant une orientation fortement inclinée.

Quand les vaisseaux primitifs ont disparu, les deux groupes criblés vasculaires laissent entre eux une large bande médiane occupée par du parenchyme.

Leonurus glaucescens. — La phase alterne est encore bien représentée à la base des cotylédons, quoique les premiers vaisseaux soient situés un peu plus profondément que dans *Phlomis tuberosa.* En retour, la disposition de ces vaisseaux alternes se rapproche beaucoup de la file radiale.

Sideritis scordioides est un aussi bon exemple que *Lamium album* pour constater, dans la base des cotylédons, la persistance de la phase primitive (xa, fig. 193).

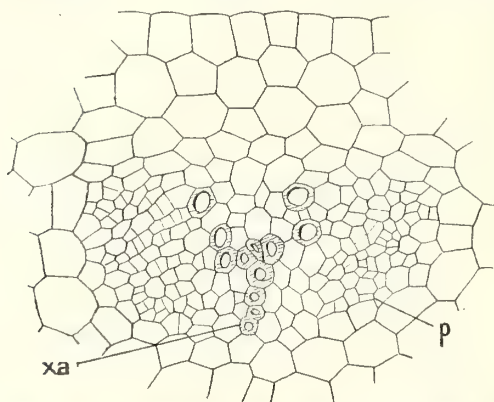


Fig. 193. — *Sideritis scordioides.* — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon. — Les premiers vaisseaux alternes, c'est-à-dire les plus externes, sont représentés par xa.

Gesnéracées. — *Isoloma Lindeni.* — Cette plante est encore un bon exemple pour constater la persistance de la disposition primitive, dans les cas où la radicule possède deux faisceaux criblés et deux faisceaux vasculaires.

A la base des cotylédons, on peut observer la présence de vaisseaux alternes (xa, fig. 194) disposés en file radiale bien nette et cette disposition persiste sur une certaine hauteur, à partir de la base des cotylédons. En outre, elle demeure encore visible après l'apparition des formations secondaires qui lui succèdent à la manière habituelle.

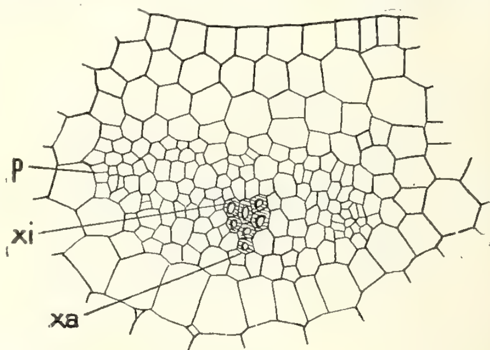


Fig. 194. — *Isoloma Lindemi.* — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon.

Bignoniacées. — *Catalpa speciosa.* — Les faisceaux criblés sont au nombre de six, dans la radicule, et ils alternent régulièrement avec six faisceaux vasculaires formés de vaisseaux disposés en file radiale. Ces deux sortes de faisceaux se continuent dans l'hypocotyle, mais les faisceaux vasculaires subissent une accélération qui se traduit par la suppression graduelle de leurs vaisseaux alternes, de sorte qu'au sommet de l'hypocotyle ils sont

représentés presque exclusivement par des vaisseaux intermédiaires.

Au niveau des cotylédons, la région centrale s'élargit suivant le diamètre cotylédonaire, trois faisceaux criblés et trois faisceaux vasculaires d'un côté s'écartant des trois faisceaux criblés, et des trois faisceaux vasculaires de l'autre côté. Pendant que cet écartement a lieu l'accélération s'exagère, et il ne subsiste plus que des vaisseaux superposés.

Aussi, à la base des cotylédons, on ne trouve que des vaisseaux superposés différenciés en dedans des trois faisceaux criblés, d'ailleurs assez rapprochés l'un de l'autre.

Incarvillea grandiflora. — Dans la radicule, les faisceaux vasculaires, au nombre de quatre, sont aussi larges que les faisceaux criblés avec lesquels ils alternent. Les uns et les autres se continuent dans l'hypocotyle où les faisceaux vasculaires présentent une régularité moindre. Les deux faisceaux vasculaires intercotylédonaires subissent une réduction progressive, de sorte que vers le sommet, ils ne sont plus représentés, tandis que les deux autres présentent plusieurs vaisseaux alternes qui persistent jusqu'à la base des cotylédons.

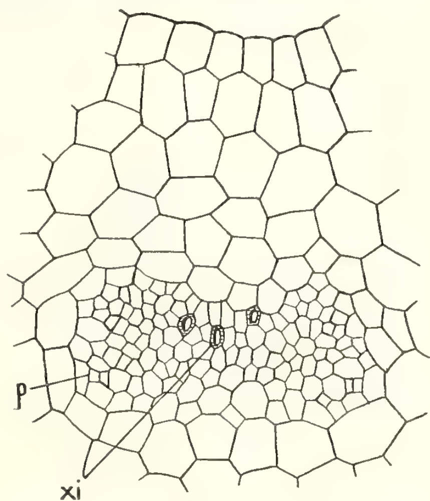


Fig. 195. — *Incarvillea grandiflora.* — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon.

Les quatre faisceaux criblés accompagnent deux par deux chacun de ces faisceaux vasculaires dans le cotylédon. Avant de pénétrer dans les cotylédons, les deux faisceaux vasculaires s'écartent l'un de l'autre et, les faisceaux criblés les suivant dans cet écartement, la région centrale prend par suite une forme élargie.

A la base des cotylédons, on a donc deux faisceaux criblés (p, fig. 195) séparés l'un de l'autre et conservant la disposition

primitive. Les vaisseaux alternes sont supprimés, mais les vaisseaux intermédiaires (xi, fig. 195) sont représentés et sont suivis seulement un peu plus tard par les vaisseaux superposés.

Acanthacées. — *Thunbergia alata.* — L'accélération est beaucoup plus grande que dans les espèces précédentes. A la base de l'hypocotyle, on voit se développer de très bonne heure quatre radicelles disposées en croix. Au-dessous de ces radicelles, dans la radicule, les faisceaux vasculaires ont leur phase alterne bien représentée, puis, de part et d'autre des derniers vaisseaux alternes, se différencient des vaisseaux intermédiaires, ensuite des vaisseaux superposés qui tous ensemble arrivent à constituer un cercle presque complet.

Au-dessus des quatre radicelles, dans la portion basilaire de l'hypocotyle, la phase alterne est supprimée, la phase intermédiaire même n'est pas distincte, les premiers vaisseaux qui apparaissent sont des vaisseaux superposés. En rapport avec cette accélération, on peut constater la présence de cloisonnements secondaires qui se produisent de très bonne heure dans cette portion inférieure de l'hypocotyle. A partir de ce niveau, la dernière phase se trouve donc seule représentée et l'hypocotyle offre dans tout le reste de sa hauteur la disposition superposée.

Barleria Prionitis. — Les deux faisceaux criblés se continuent de la radicule jusqu'au sommet de l'hypocotyle, où ils sont continués chacun par deux demi-faisceaux criblés qui vont dans les cotylédons, à la manière habituelle.

Les deux faisceaux vasculaires formés, dans la radicule, de vaisseaux en file radiale assez régulière se continuent dans l'hypocotyle et de là dans les cotylédons. Vers le sommet de l'hypocotyle, les vaisseaux alternes sont moins nombreux qu'à la base et leur disposition n'est pas aussi régulière. Ainsi, dans un faisceau, on a un premier vaisseau alterne, suivi en dedans de lui de deux autres vaisseaux alternes accolés côte à côte ; tandis que l'autre faisceau est formé de deux premiers vaisseaux accolés côte à côte, et de deux autres situés en dedans des premiers et séparés l'un de l'autre par un élément du conjonctif.

A la base des cotylédons, la disposition alterne est représentée de façon évidente. Entre les deux demi-faisceaux criblés, les vaisseaux alternes (xa, fig. 196) forment un massif médian situé vers le bord interne des groupes criblés. Ce massif peut être composé de sept à huit vaisseaux dont les derniers sont des vaisseaux intermédiaires auquels font suite rapidement des vaisseaux superposés.

Gendarussa ventricosa. — Les deux faisceaux criblés et les deux faisceaux vasculaires sont continués de la radicule jusqu'au sommet de l'hypocotyle. Au sommet, les deux faisceaux criblés se continuent par deux demi-faisceaux criblés dans les cotylédons. Les faisceaux vasculaires se continuent directement dans le cotylédon qui correspond à chacun d'eux.

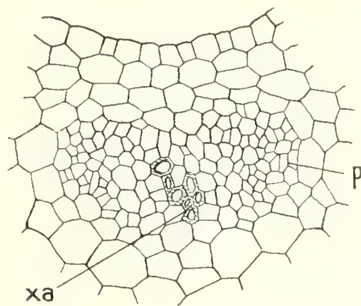


Fig. 196. — *Barleria Prionitis.* — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon.

A la base des cotylédons, ils sont représentés par deux ou trois vaisseaux alternes groupés à la partie interne de l'espace qui sépare encore les deux demi-faisceaux criblés. De part et d'autre de ces vaisseaux se différencient ensuite de nouveaux vaisseaux intermédiaires et superposés, qui forment ensemble une bande presque continue. En même temps, se produisent les cloisonnements secondaires, et la disparition des premiers vaisseaux qui suppriment les traces de la phase primitive.

Plantaginées. — *Plantago major.* — C'est encore une plante qui appartient au type binaire dans lequel les deux faisceaux criblés se continuent de la radicule jusqu'au sommet de l'hypocotyle, où leur font suite deux demi-faisceaux criblés qui divergent dans les deux cotylédons, tandis que les deux faisceaux vasculaires se continuent directement jusque dans les cotylédons.

A la base de ces derniers, la phase alterne est représentée sur une faible hauteur. On peut voir, sur la ligne médiane, deux vaisseaux en file radiale, situés vers le bord interne de deux demi-faisceaux criblés qui sont peu écartés l'un de l'autre. A

cette phase de courte durée, succèdent rapidement les phases suivantes dont les formations masquent plus ou moins complètement la disposition primitive.

A peu de distance de la base, cette disposition n'est plus réalisée, car, les vaisseaux alternes se trouvant supprimés, les deux demi-faisceaux criblés se montrent réunis l'un à l'autre, sur la ligne médiane, par suite de la différenciation de tubes criblés, intermédiaires et superposés.

Verbénacées. — *Verbena officinalis.* — Les deux faisceaux criblés de la radicule sont continués jusqu'au voisinage des cotylédons, où leur font suite deux demi-faisceaux criblés qui vont aux cotylédons.

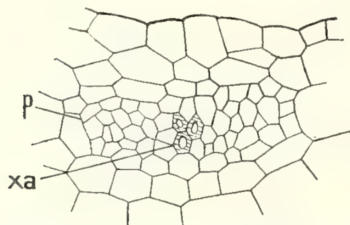


Fig. 197. — *Verbena officinalis.* — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon.

Les deux faisceaux vasculaires sont continués de la radicule jusque dans les cotylédons, où leur phase alterne est représentée par quelques vaisseaux situés assez profondément entre les deux demi-faisceaux criblés. L'alternance paraît persister toutefois, parce que les nouveaux vaisseaux se différencient dans une direction presque perpendiculaire au plan médian des cotylédons, par suite de l'orientation inclinée en dedans des deux groupes criblés. C'est la disposition que nous avons déjà signalée, notamment dans *Phlomis tuberosa.*

Lantana Camara. — La radicule présente quatre faisceaux criblés et quatre faisceaux vasculaires dont les vaisseaux sont rangés en file radiale. Ces deux groupes de faisceaux se continuent dans la base de l'hypocotyle, mais les deux faisceaux intercotylédonaires subissent une réduction progressive et, à une certaine distance de la base, ils ne sont plus représentés.

Les deux autres faisceaux vasculaires subsistent et demeurent représentés par quelques vaisseaux alternes qui se maintiennent jusque dans les cotylédons.

Les quatre faisceaux criblés sont continués jusqu'au sommet de l'hypocotyle et accompagnent le faisceau vasculaire, dans le

cotylédon qui lui correspond, en demeurant nettement séparés l'un de l'autre par les premiers vaisseaux.

A la base des cotylédons, la disposition primitive des faisceaux criblés est donc conservée. En ce qui concerne les faisceaux vasculaires, la phase primitive n'est plus représentée par une file radiale de vaisseaux, comme à la base de l'hypocotyle, mais par quelques vaisseaux alternes ou même par un seul (xa, fig. 198), de part et d'autre duquel se voient de très bonne heure des vaisseaux intermédiaires (xi, fig. 198).

Ensuite, de nouveaux vaisseaux s'ajoutent aux précédents et la phase superposée est représentée.

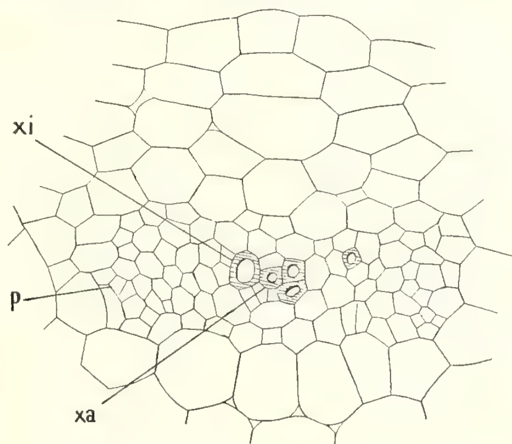


Fig. 198. — *Lantana Camara.* — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon.

Par suite de l'écartement des deux faisceaux criblés (p, fig. 198) à la base des cotylédons, la succession des diverses phases du développement se constate aisément dans cette plante.

Lobéliacées. — *Clintonia pulchella.* — Les deux faisceaux criblés et les deux faisceaux vasculaires de la radicule conservent leur disposition primitive, jusqu'au sommet de l'hypocotyle, et c'est pendant le trajet qui conduit aux cotylédons que la phase alterne est supprimée.

Au niveau de l'échancrure cotylédonaire, les deux faisceaux criblés sont étalés, puis se continuent au-dessus par deux demi-faisceaux criblés qui s'écartent assez brusquement pour aller chacun dans un cotylédon différent.

Chaque faisceau vasculaire, à ce niveau, est représenté au début par plusieurs vaisseaux groupés en un îlot arrondi qui comprend les derniers vaisseaux alternes et quelques vaisseaux intermédiaires dont la distinction n'est pas aisée, en raison de leur groupement condensé.

Ce faisceau vasculaire se continue aussi dans le cotylédon à la base duquel il est encore représenté par quelques vaisseaux groupés sur la ligne médiane. Mais les derniers vaisseaux alternes étant supprimés, les deux demi-faisceaux criblés se montrent réunis sur la ligne médiane, la phase superposée succédant aux précédentes.

Cucurbitacées. — *Abobra viridiflora.* — Dans la radicule, il y a quatre faisceaux criblés formés chacun d'éléments assez nombreux, alternant avec quatre faisceaux vasculaires composés chacun de vaisseaux disposés en une file radiale assez régulière.

A la base de l'hypocotyle, il se produit un épaississement brusque qui s'exagère d'un seul côté pour former une sorte d'éperon fortement saillant. Dès la base de l'hypocotyle, il y a une accélération très grande qui se manifeste par la suppression des vaisseaux alternes. Aussi le changement de phase coïncide presque exactement avec le passage de la racine à la tige.

Toutefois, sur plusieurs coupes successives menées à la base de l'hypocotyle, on peut encore constater l'existence de quelques vaisseaux alternes (xa, fig. 199). Ces coupes sont caractérisées par une excentricité très marquée due à la protubérance corticale que nous venons de rappeler, mais qui n'est pas indiquée par la figure dans laquelle la partie centrale de la coupe est seule représentée.

Souvent deux des faisceaux vasculaires opposés diamétralement l'un à l'autre sont plus développés que les deux autres et montrent même une persistance de l'état primitif représenté par trois, quatre vaisseaux alternes différenciés en file radiale, auxquels s'ajoutent de part et d'autre quelques vaisseaux intermédiaires; tandis que les deux autres faisceaux vasculaires ne sont encore, à ce niveau, représentés par aucun vaisseau différencié.

D'autres fois, au niveau de l'éperon, les quatre faisceaux vasculaires sont représentés, mais les vaisseaux intermédiaires dont ils se composent ne sont pas répartis symétriquement, leur nombre est inégal de part et d'autre de la direction centripète ; parfois même il n'y a de vaisseaux que d'un seul côté de

cette direction pour un ou plusieurs faisceaux vasculaires pris en considération.

Au-dessus de l'éperon, les premiers vaisseaux qui apparaissent sont des vaisseaux superposés qui se montrent en dedans des faisceaux criblés avec lesquels ils constituent désormais des groupes cribro-vasculaires.

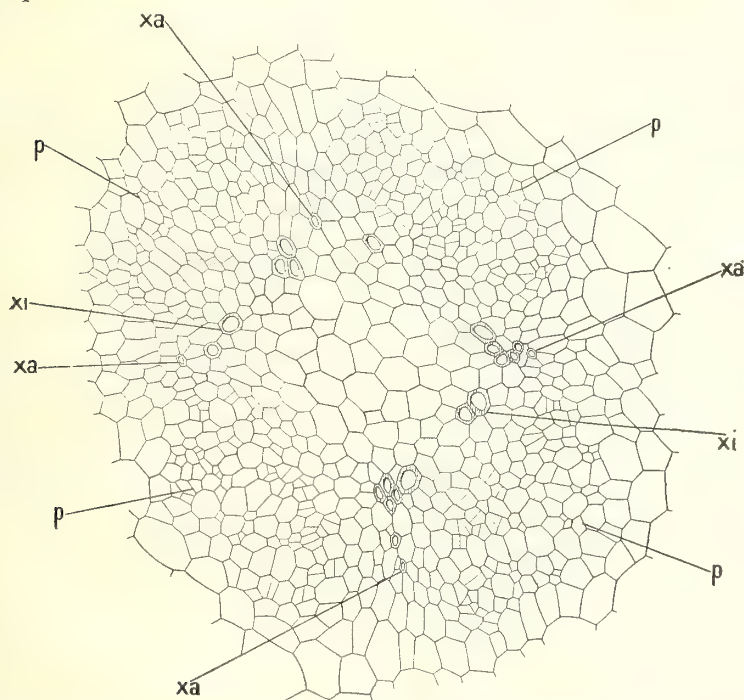


Fig. 199. — *Abobra viridiflora.* — Portion de coupe transversale de la base de l'hypocotyle montrant que la phase alterne est représentée seulement par quelques vaisseaux xa, ou même par un seul vaisseau (faisceau supérieur).

Entre ces vaisseaux et les tubes criblés, des cloisonnements secondaires se forment très rapidement, témoignant d'une accélératien très grande dans le développement.

Ainsi, dans cette plante, la disposition superposée se trouve réalisée au-dessus de l'éperon cortical, c'est-à-dire dès la base de l'hypocotyle ; et, au-dessus, on ne trouve plus trace des phases primitives.

La figure choisie (fig. 199) est empruntée à un type moyen, chez lequel la phase alterne est encore représentée dans les quatre faisceaux vasculaires, mais l'état qu'elle présente ne sub-

siste qu'un temps très court, les formations suivantes se produisant très rapidement.

Bryona dioica. — Cette espèce offre dans la marche du développement beaucoup de ressemblance avec la précédente et l'accélération basifuge y est plus grande encore. La suppression des premières phases a lieu dès la base de l'hypocotyle ; elle se fait brusquement et les formations secondaires sont très hâtives.

A la base de la radicule, les quatre faisceaux vasculaires alternes se différencient rapidement. Composés chacun de plusieurs vaisseaux placés en file radiale et à diamètre croissant successivement, ils ont la forme d'un coin très aigu. Ensuite, de part et d'autre des derniers vaisseaux, se différencient des vaisseaux intermédiaires qui arrivent à former ensemble un cercle plus ou moins complet et plus ou moins régulier.

C'est au niveau où cesse l'assise pilifère que se produit cette disposition. Par suite de la courbure d'ordinaire assez prononcée que possède l'axe de la plantule à ce niveau, on constate, sur les mêmes coupes, la présence de cette assise pilifère, d'un côté, et la présence de l'épiderme simple appartenant à la tige, de l'autre côté.

En même temps que se produisent les vaisseaux intermédiaires, puis superposés, qui constituent ce cercle vasculaire, se trouve réalisée la supression des vaisseaux alternes. Il y a d'ailleurs une certaine inégalité, sous ce rapport, dans les quatre faisceaux vasculaires. Sur la même coupe, un faisceau n'est représenté que par un ou deux vaisseaux des plus internes, tandis qu'un autre est encore représenté par quatre ou cinq vaisseaux en file radiale.

Un peu au-dessus, on n'observe plus que des vaisseaux superposés qui forment ensemble un cercle, en dehors duquel les quatre faisceaux criblés arrivent à former un autre cercle plus ou moins complet, par suite de l'élargissement qu'ils subissent au-dessus de la suppression des vaisseaux alternes, du fait de l'apparition de tubes criblés nouveaux.

Cette disposition circulaire subsiste sur une hauteur peu considérable. Au-dessus, le cercle criblé est continué par quatre arcs criblés, le cercle vasculaire est continué de même par

quatre arcs vasculaires qui constituent ensemble quatre groupes cribro-vasculaires se continuant dans l'hypocotyle.

RUBIACÉES. — *Rubia tinctorum.* — Les deux faisceaux vasculaires qui se continuent dans l'hypocotyle et dans les cotylédons ont souvent leurs vaisseaux groupés au nombre de sept à huit en un îlot un peu élargi, au lieu d'être situés en file radiale. Quand les premiers vaisseaux sont ainsi groupés dans l'hypocotyle, ils offrent la même situation dans les cotylédons. Parfois les trois ou quatre vaisseaux situés en file radiale sont nettement séparés des autres vaisseaux qui se différencient ensuite et qui se montrent de part et d'autre des précédents. Alors, cette même disposition est conservée dans les cotylédons. On peut, dans ces derniers cas, distinguer facilement les vaisseaux intermédiaires et les vaisseaux alternes (xa, fig. 200), tandis que, dans les premiers cas, il n'y a pas de séparation nette entre les uns et les autres.

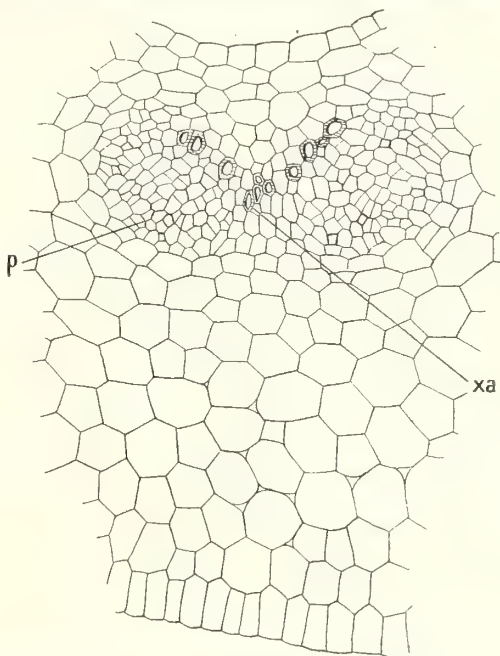


Fig. 200. — *Rubia tinctorum.* — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon. — Les vaisseaux alternes subsistent encore bien que la production des cloisonnements secondaires soit déjà assez avancée.

Les vaisseaux superposés apparaissent ensuite et se montrent souvent séparés des précédents, par un espace assez grand.

Les deux demi-faisceaux criblés (p, fig. 200) qui font suite aux faisceaux criblés primitifs demeurent notablement écartés l'un de l'autre à la base des cotylédons, mais à quelque distance de la base ils se montrent réunis sur la ligne médiane, la dispo-

sition alterne se trouvant, à partir de ce niveau, supprimée complètement,

Galium Aparine. — La disposition de l'appareil conducteur est comparable à celle qui existe dans *Rubia tinctorum.* A la base des cotylédons, la phase primitive est représentée par plusieurs vaisseaux groupés sur la ligne médiane, auxquels font suite les vaisseaux intermédiaires souvent accolés aux précédents.

L'alternance est exagérée par l'écartement des deux demi-aisceaux criblés, qui est grand, et, par l'orientation de ces deux demi-faisceaux, qui est inclinée fortement vers le milieu de la face supérieure du cotylédon.

Nous avons constaté la même disposition chez un certain nombre d'autres espèces de la famille des Rubiacées. *Sherardia arvensis*, *Asperula cynanchica*, *Morinda citrifolia*, *Vaillantia muralis* sont des plantes où l'on peut constater la persistance de la disposition primitive, jusque dans la base des cotylédons.

Caprifoliacées. — *Symphoricarpus occidentalis.* — Dans cette plante, on trouve encore deux faisceaux criblés et deux faisceaux vasculaires montrant la disposition primitive jusqu'au sommet de l'hypocotyle. Là, le partage des faisceaux criblés a lieu, suivant le mode ordinaire, et les deux faisceaux vasculaires se continuent dans les cotylédons.

A la base des cotylédons, on peut encore constater l'existence de la disposition alterne primitive, mais la phase qui lui correspond est assez réduite pour qu'il soit nécessaire de l'observer sur des plantules très jeunes et à la base même des cotylédons, car elle n'est représentée que pendant un temps assez court et sur une hauteur très faible.

Weigelia rosea. — C'est une disposition semblable à la précédente, qui peut permettre de suivre, à la base des cotylédons, la succession des différentes phases du développement, avec la même remarque relative à la brièveté des premières phases à cette hauteur.

Dipsacées. — *Scabiosa stellata.* — Les deux faisceaux criblés, très étalés, se continuent jusqu'au sommet de l'hypocotyle où ils sont continués chacun par deux demi-faisceaux criblés qui s'écartent pour se rendre dans les cotylédons où ils sont continués chacun : 1° par une portion qui s'écarte brusque-

ment vers le bord du cotylédon pour contribuer à la formation de la nervure latérale ; 2° par une portion un peu plus grande qui se rapproche de la ligne médiane et prend part à la formation dela nervure médiane.

Les deux faisceaux vasculaires se continuent aussi dans l'hypocotyle où leur première phase est représentée par plusieurs vaisseaux alternes disposés d'ordinaire en file radiale. Ils se continuent de même dans les cotylédons à la base desquels la phase alterne se trouve encore représentée par quelques vaisseaux.

Mais les nervures latérales ne montrent que la phase superposée.

Composées. — La famille des Composées a été étudiée surtout par Vuillemin (1) qui a émis à son sujet certaines conceptions que nous croyons devoir rappeler.

Ainsi, à propos de la tigelle, il dit : « En somme, *la tigelle est un membre axile* dépourvu de systèmes propres, sauf l'épiderme, et *traversé par les systèmes d'un membre appendiculaire.* Voilà tout le secret de sa nature hybride de tige et de racine, sans qu'elle soit par elle-même l'une ou l'autre ; tige par ses connexions, par ses appendices, par son épiderme, racine par ses systèmes profonds. Ceux-ci, comme tout système qui se raccorde à un membre étranger, prennent l'orientation propre à la région où s'opère le raccord. »

Étudiant plus loin le raccord des systèmes conducteurs de la racine et de la tige, il s'exprime ainsi : « Le raccord des faisceaux radicaux et caulinaires à la période primaire se fait de trois façons : 1° entièrement dans les cotylédons (*Silybum*, *Calendula*) ; 2° partie dans les cotylédons, partie dans la tigelle, sur des caulinaires qui y plongent et se continuent d'autre part dans la tige (*Zinnia*) ; 3° partie dans les cotylédons, partie dans la tigelle comme précédemment, mais les caulinaires qui prennent part à cette soudure se perdent dans les nervures latérales cotylédonaires, partie dans la tige où parviennent seulement deux trachées primitives (*Dahlia*). »

Vuillemin n'admettait pas la transformation du système

(1) Vuillemin, Tige des Composées. Paris, Baillière, 1884.

radiculaire en système caulinaire, mais il regardait ces deux systèmes comme primaires au même degré.

Silybum Marianum. — Dans cette plante, d'après Vuillemin, « la trace de la tige plonge dans la tigelle et se réduit à deux groupes libéro-ligneux comme les faisceaux gemmaires qui pénètrent dans la tige mère pour se raccorder avec les faisceaux de celle-ci. Mais la tigelle est dépourvue de faisceaux caulinaires capables de leur donner insertion. Aussi les voyons-nous s'éteindre en pointe dans le sinus étroit formé par l'écartement des faisceaux radicaux s'inclinant vers les cotylédons. Tout près de leur base, et alors qu'ils sont à l'état de trace gemmaire dans la tigelle, les faisceaux de la tige émettent chacun un premier faisceau foliaire qui, en se bifurquant, fournira les nervures foliaires (latérales) des cotylédons.

« La pénétration des faisceaux de la tige détermine l'élargissement de la moelle, l'étirement de chaque faisceau ligneux dont les vaisseaux se divisent en deux masses qui viennent s'opposer respectivement aux demi-faisceaux libériens disloqués par l'interposition des faisceaux caulinaires.

« Les faisceaux radicaux se trouvent ainsi disposés en deux groupes séparés par les faisceaux caulinaires. Chacun se compose : 1° d'un faisceau ligneux dont les vaisseaux forment deux masses réunies par du parenchyme ligneux comblant l'espace triquètre qui les sépare du péricycle ; 2° de deux demi-faisceaux libériens qui restent adossés au péricycle, et dont chacun semble constituer, avec la masse vasculaire correspondante, un faisceau conjugué, sans que toutefois ce faisceau ait pris l'orientation radiale. Cette disposition se conserve jusqu'au départ des cotylédons. Les deux moitiés du système radical sont entraînées dans les nervures médianes. Les nervures latérales, issues des traces gemmaires de la tige, ont pénétré un peu plus bas. Les anastomoses entre les nervures radicales et caulinaires dans le limbe cotylédonaire établissent le seul raccord entre le système conducteur de la tige et celui de la racine. »

Si nous étudions une plantule de *Silybum Marianum* à partir de la période germinative, nous trouverons que l'appareil conducteur se développe ici, comme chez les autres Phanéro-

games, suivant un type unique et qu'il n'y a pas lieu, par suite, de faire intervenir dans ces exemples deux systèmes prenant naissance séparément, l'un dans la racine et l'autre dans la tige, pour se raccorder ensuite l'un à l'autre.

En effet, les deux faisceaux vasculaires dont les vaisseaux sont disposés en file radiale dans la radicule sont continués directement dans l'hypocotyle (xa, fig. 201) et dans les cotylédons (xa, fig. 203) au plan médian desquels ils correspondent.

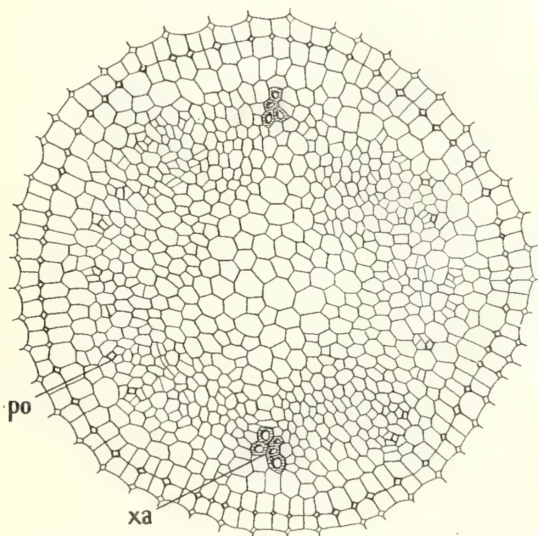


Fig. 201. — *Silybum Marianum.* — Portion de coupe transversale de la base de l'hypocotyle montrant le cercle sécréteur. — po, faisceau criblé primitif.

Les deux faisceaux criblés, très larges dans la radicule et formés d'un assez grand nombre d'éléments, sont continués aussi directement dans l'hypocotyle (po, fig. 201); mais à peu de distance au-dessus de sa base, ils sont continués chacun par deux demi-faisceaux criblés dont l'un accompagne le faisceau vasculaire dans le cotylédon, tandis que l'autre est continué un peu plus haut par deux fascicules criblés dont l'un seulement accompagne le faisceau vasculaire dans le cotylédon opposé, l'autre constituant un groupe criblé médian qui doit se continuer dans les nervures latérales.

Au-dessous des cotylédons, on a donc deux faisceaux vasculaires représentés chacun, au début, par trois à cinq vaisseaux

alternes (xa, fig. 202) disposés en file radiale plus ou moins régulière et, de chaque côté, trois fascicules criblés : un médian (p^1, fig. 202) et deux latéraux (p, fig. 202). Ces derniers accompagnent le faisceau vasculaire dans le cotylédon qui leur correspond, tandis que le fascicule médian (p_1) se réfléchit assez brusquement vers l'extérieur, puis, après un certain trajet horizontal, il se montre continué par deux portions

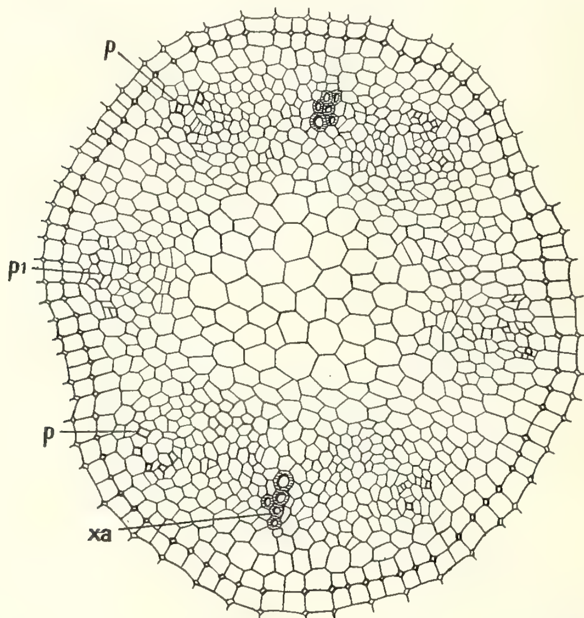


Fig. 202. — *S. Marianum.* — Portion de coupe transversale de la portion supérieure de l'hypocotyle montrant encore le cercle sécréteur. — p_1, fascicule criblé médian qui est continué dans les nervures latérales des cotylédons ; p, fascicule criblé latéral qui est continué dans la nervure médiane du cotylédon.

criblées qui s'élèvent chacune dans la partie marginale d'un cotylédon différent.

A mesure que le faisceau vasculaire pénètre dans le cotylédon, il subit une réduction de plus en plus grande de ses premières phases.

A peu de distance au-dessus de la base cotylédonaire, il ne se trouve plus représenté que par des vaisseaux superposés. Les deux groupes criblés (p), qui plus bas étaient séparés l'un de l'autre par les vaisseaux alternes, sont réunis l'un à l'autre sur la ligne médiane par suite de la production de tubes criblés

intermédiaires et superposés, et forment avec les premiers vaisseaux qui apparaissent, à ce niveau, un groupe cribro-vasculaire médian, d'apparence unique.

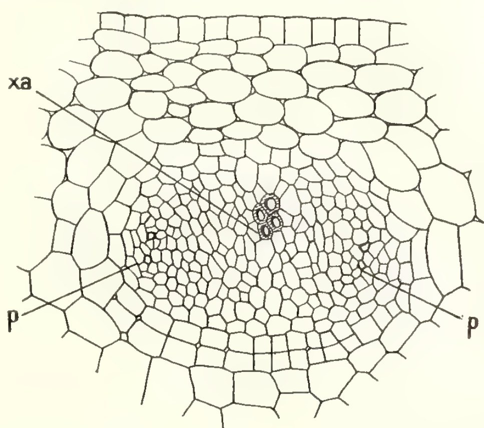


Fig. 203. — *Silybum Marianum*. — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon montrant la persistance de l'arc sécréteur en dehors des vaisseaux alternes ; p, groupe criblé continuant le fascicule latéral p de l'hypocotyle ; xa, groupe vasculaire alterne continuant le faisceau primitif.

Au sommet de l'hypocotyle, quelques vaisseaux intermédiaires se différencient de part et d'autre des vaisseaux alternes, tandis que des cloisonnements secondaires se produisent en dedans des deux fascicules criblés (p) qui avoisinent chaque faisceau vasculaire.

En même temps, on voit apparaître un vaisseau superposé en dedans de chaque groupe criblé moyen (p_1) qui devient ainsi un groupe cribro-vasculaire. Dans ce groupe, le nombre des vaisseaux s'accroît à mesure qu'on s'élève, de sorte que chaque portion qui lui fait suite possède un ou plusieurs vaisseaux superposés. Par suite, chacune des quatre nervures latérales des cotylédons possède donc, dès la base, la disposition superposée, c'est-à-dire que ces nervures latérales présentent une accélération plus grande que les nervures médianes chez lesquelles

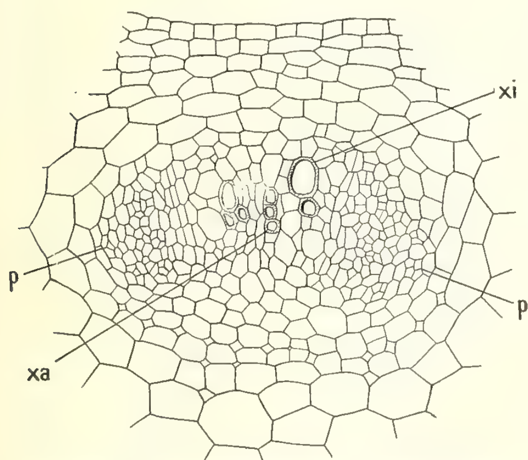


Fig. 204. — *Silybum Marianum*. — État plus âgé que le précédent (fig. 203).

persiste pendant un certain temps la disposition alterne.

Au-dessus du nœud cotylédonaire, on ne trouve, au début, aucun élément conducteur différencié. Tous les éléments criblés et vasculaires qui existent à ce moment, dans l'hypocotyle, sont continués exclusivement dans les cotylédons. On ne peut donc pas parler encore d'un raccord entre le système radiculaire et le système caulinaire. Et cependant, à l'intérieur du cotylédon, la disposition alterne primitive, qui est représentée à la base, a été suivie de la disposition superposée qui se trouve seule représentée dans la partie distale du cotylédon. Par conséquent, dans la nervure médiane se trouve réalisé ce qu'on considère d'ordinaire comme le passage de la disposition radiculaire à la disposition caulinaire.

En ce qui concerne les nervures latérales, leur disposition est tout entière superposée, mais cette disposition a pris naissance dans l'hypocotyle et l'on ne constate à ce moment aucun raccord avec une formation caulinaire.

Le fascicule criblé (p^1) qui est continué dans la nervure latérale provient exclusivement de la radicule, ainsi que nous l'avons déjà indiqué. Il est continué complètement dans le cotylédon et n'offre alors aucune relation avec les faisceaux caulinaires qui ne sont pas même indiqués.

En dedans de ces fascicules criblés (p1), au sommet de l'hypocotyle, les premiers vaisseaux se montrent quand les faisceaux vasculaires primitifs ou cotylédonaires ont différencié, au même niveau, leurs vaisseaux superposés dont quelques-uns même appartiennent nettement aux formations secondaires.

Mais, malgré le développement relativement avancé de toute la portion hypocotylée, le tissu qui forme la tige épicotylée est encore tout entier à l'état de méristème. Dans l'exemplaire qui a fourni la coupe représentée (fig. 202) les faisceaux vasculaires primitifs sont représentés, dans la base des cotylédons, par quatre et cinq vaisseaux (xa, fig. 203), alors que les nervures latérales ne montrent encore aucun vaisseau différencié.

C'est d'ailleurs dans les cotylédons que se différencient les premiers vaisseaux de ces formations postérieures et la différenciation gagne de proche en proche vers la base des

cotylédons, puis au sommet de l'hypocotyle, et ensuite vers sa base. C'est encore l'accélération basifuge qui se manifeste.

Il est aisé de se convaincre que les nervures latérales des cotylédons sont la continuation exclusive du système conducteur de la radicule et qu'elles ne proviennent pas du tout de la tige, comme l'indique Vuillemin.

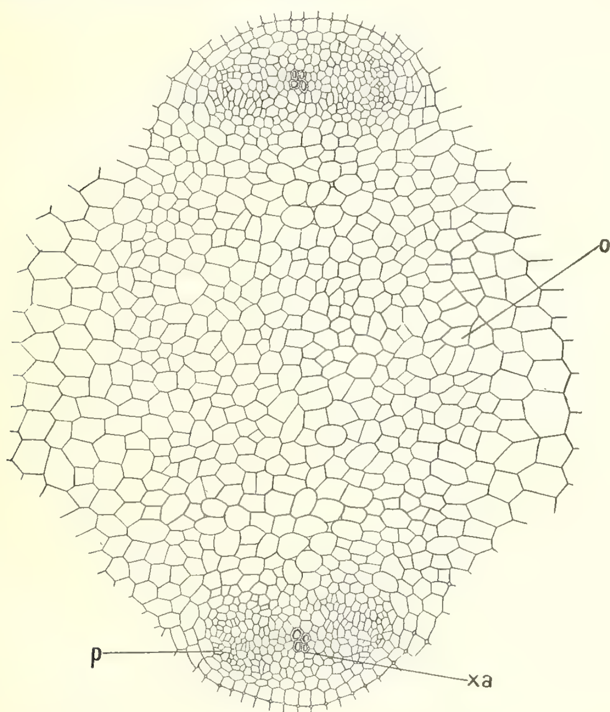


Fig. 205. — *S. Marianum.* — Portion de coupe transversale du sommet de l'hypocotyle. — xa, faisceau vasculaire ; p, fascicule criblé correspondant à la nervure médiane du cotylédon ; o, cellules dont le cloisonnement ultérieur donnera naissance au faisceau gemmaire.

Il suffit d'examiner les coupes transversales menées au-dessus du point où les faisceaux (p_1) se réfléchissent brusquement pour se rendre dans les nervures latérales.

On ne trouve alors, dans le cylindre central, aucun autre élément conducteur, en dehors des faisceaux primitifs (p et xa, fig. 205) qui, venant de la radicule, se continuent encore sur une faible hauteur avant de pénétrer dans la nervure médiane des cotylédons. Sur ces coupes, à la place (o, fig. 205) occupée au-dessous par les faisceaux cribro-vascu-

laires destinés aux nervures latérales, on ne voit qu'un parenchyme homogène, sans aucune trace de faisceau caulinaire. C'est donc la preuve que les traces gemmaires ne sont pour rien dans la formation de ces faisceaux des nervures latérales. Quant à ces faisceaux eux-mêmes, ils se montrent vers la périphérie des coupes se dirigeant verticalement, après leur birfurcation, pour pénétrer dans la partie marginale des cotylédons.

C'est au-dessous, dans l'espace compris entre les groupes criblés primitifs, que se montrent plus tard les cloisonnements qui doivent donner naissance aux faisceaux caulinaires.

Quand les premières feuilles commencent à se former, leurs faisceaux conducteurs se différencient dans le prolongement des faisceaux cribro-vasculaires médians destinés aux nervures latérales des cotylédons, mais il y a d'abord une solution de continuité entre les nouveaux faisceaux et ces faisceaux anciens. C'est ainsi que sur deux à trois coupes minces, on ne trouve aucun vaisseau différencié ; tandis que la coupe suivante au-dessus, montre un vaisseau déjà différencié en dedans du faisceau criblé récemment apparu, ce qui donne pour cette plante un second exemple d'accélération basifuge. Ce faisceau cribro-vasculaire est situé sur le même rayon que le faisceau cotylédonaire (p_1) mais un peu plus près du centre, et le raccord entre ces deux sortes de faisceaux se fait ultérieurement aux dépens des arcs cribro-vasculaires qui, au sommet de l'hypocotyle, se forment entre les groupes criblés primitifs.

L'endoderme de la radicule, disposé en files radiales régulières avec les assises corticales internes, conserve cette disposition jusqu'au sommet de l'hypocotyle. En dehors des faisceaux latéraux, il perd ses caractères, au niveau où ces faisceaux se réfléchissent brusquement. De proche en proche, il perd également ses caractères de part et d'autre de ces faisceaux, de sorte qu'à la base des cotylédons on le retrouve seulement en dehors des faisceaux médians où il forme un arc sécréteur limité aux bords du faisceau. Mais à mesure qu'on s'élève dans le cotylédon, cet arc se réduit de plus en plus.

Calendula officinalis. — Les vaisseaux des deux faisceaux vasculaires ne sont pas disposés en une file unique radiale dans

la radicule, mais groupés assez régulièrement. Chaque faisceau vasculaire se continue dans l'hypocotyle, puis dans le cotylédon, où il est représenté par un ou plusieurs vaisseaux alternes.

Chaque faisceau criblé, très élargi dans la radicule, se continue dans l'hypocotyle et, au-dessous des cotylédons, est continué par deux demi-faisceaux criblés dont l'un accompagne le faisceau vasculaire primitif, dans la nervure médiane du cotylédon, tandis que l'autre est continué par une portion qui accompagne aussi le faisceau vasculaire dans le cotylédon opposé et par une portion qui occupe une situation médiane entre les deux précédentes et est destinée aux nervures latérales des cotylédons.

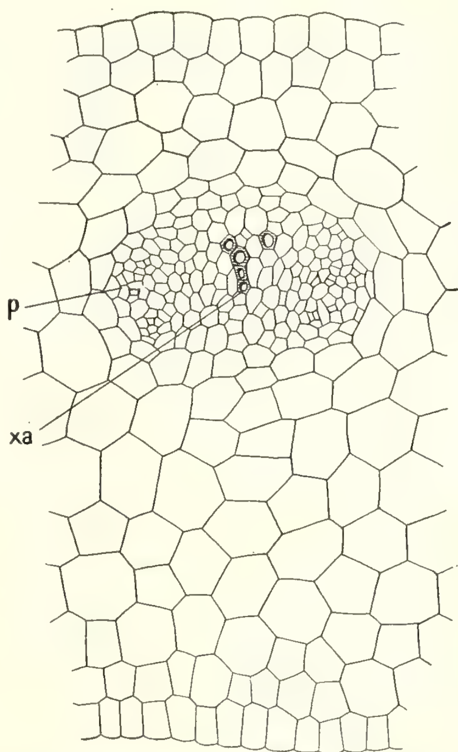


Fig. 206. — *Calendula officinalis.* — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon. — Les vaisseaux alternes xa ont conservé leur disposition en file radiale.

Tous ces faisceaux de l'hypocotyle sont, comme dans *Silybum Marianum*, destinés aux cotylédons.

Au-dessus du niveau où ils se rendent dans les cotylédons, on ne trouve aucun élément conducteur différencié.

De part et d'autre des premiers vaisseaux se différencient ensuite de nouveaux vaisseaux, d'abord intermédiaires, puis superposés. En dedans des fascicules criblés moyens, au sommet de l'hypocotyle, se montrent aussi des vaisseaux superposés, de sorte que les faisceaux des nervures latérales ont, dès leur base, une disposition superposée. Ces faisceaux cribro-vasculaires présentent d'ailleurs dans leur course et dans leur

bifurcation les mêmes particularités que dans l'espèce précédente.

La phase primitive est mieux représentée ici, aussi les vaisseaux alternes (xa, fig. 206) persistent sur une plus grande longueur, ce qui rend la constatation de cet état primitif plus facile à faire dans *Calendula officinalis* que dans *Silybum Marianum*.

L'endoderme offre des canaux sécréteurs quadrangulaires disposés suivant deux arcs en dehors des faisceaux criblés. Dans l'hypocotyle, en dehors des faisceaux vasculaires, l'endoderme est simple et sans méats. Au niveau de la courbure des faisceaux qui se rendent dans les nervures latérales, l'endoderme devient simple en dehors de ces faisceaux, et l'on a, par suite, quatre arcs formés par un endoderme simple et quatre arcs, alternant régulièrement, formés par un endoderme dédoublé avec méats quadrangulaires. Mais cette disposition elle-même disparaît à peu de distance au-dessus, les quatre arcs sécréteurs n'étant plus représentés.

Zinnia elegans. — Les deux faisceaux vasculaires sont continués directement de la radicule dans l'hypocotyle et dans les cotylédons où ils sont représentés d'abord par un seul vaisseau alterne. Ce vaisseau a été signalé par les auteurs précédents et en particulier par Vuillemin.

Les deux faisceaux criblés sont continués, dès la base de l'hypocotyle, chacun par deux demi-faisceaux criblés qui ensemble forment les quatre sommets arrondis d'un carré assez régulier. En dehors de ces quatre demi-faisceaux criblés il y a un arc sécréteur endodermique bien développé. Un peu plus haut, chaque demi-faisceau criblé est continué par deux fascicules criblés. On a dès lors huit fascicules criblés dont quatre seulement présentent en dehors d'eux un arc sécréteur. Ces fascicules avoisinent les deux faisceaux vasculaires et représentent par conséquent les groupes criblés primitifs. Un peu plus haut encore, c'est-à-dire au-dessous des cotylédons, les deux faisceaux criblés médians de chaque côté se montrent unis l'un à l'autre en un seul groupe moyen qui se comporte de la même façon que dans les espèces précédentes pour se rendre dans les nervures latérales du cotylédon.

De part et d'autre du vaisseau primitif (xa, fig. 207) se différencient des vaisseaux intermédiaires, qui sont d'ordinaire séparés du premier par un ou plusieurs éléments du conjonctif. A ces vaisseaux font suite des vaisseaux superposés, et les uns et les autres sont disposés presque tangentiellement.

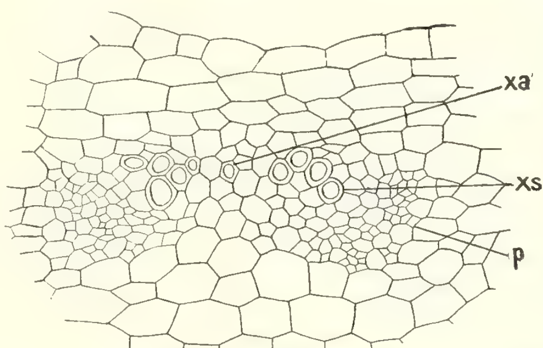


Fig. 207. — *Zinnia pauciflora.* — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon. — L'unique vaisseau xa qui représente la phase alterne est situé profondément.

Les premiers vaisseaux qui se montrent dans les faisceaux des nervures latérales sont des vaisseaux superposés. Les groupes criblés qui leur correspondent dans l'hypocotyle doivent être considérés comme représentant des groupes moins primitifs que ceux qui accompagnent les faisceaux vasculaires. En rapport avec cette origine plus récente, ils ne possèdent pas en dehors d'eux l'arc sécréteur qui accompagne les autres groupes criblés jusque dans les cotylédons.

Tagetes lucida. — Ces deux faisceaux vasculaires forment en se réunissant au centre de la radicule une bande diamétrale.

Ils se continuent dans l'hypocotyle et dans les cotylédons où, au début, ils sont représentés par un seul vaisseau alterne situé sur la ligne médiane, au voisinage du bord externe des deux groupes criblés.

Les deux faisceaux criblés, peu étalés dans la radicule, sont continués dès la base de l'hypocotyle chacun par deux demi-faisceaux criblés qui forment les quatre sommets arrondis d'un carré assez régulier. En dehors de chaque demi-faisceau criblé se montre un arc sécréteur. On a donc, dans toute la partie supérieure de l'hypocotyle, quatre arcs sécréteurs, tandis que dans sa portion inférieure, ainsi que dans la radicule, il n'y a que deux arcs sécréteurs adossés aux deux faisceaux criblés primitifs.

Au sommet de l'hypocotyle, les quatre demi-faisceaux criblés et les quatre arcs sécréteurs qui sont en dehors d'eux se trouvent rapprochés deux par deux, le cylindre central prenant une forme rectangulaire.

En outre, de chaque côté du plan vasculaire diamétral, l'un des demi-faisceaux criblés est continué par un fascicule qui accompagne le faisceau vasculaire primitif dans la nervure médiane du cotylédon et par un autre fascicule qui se bifurque après s'être réfléchi brusquement pour se rendre dans les nervures latérales des cotylédons. Ce dernier fascicule ne présente que des vaisseaux superposés.

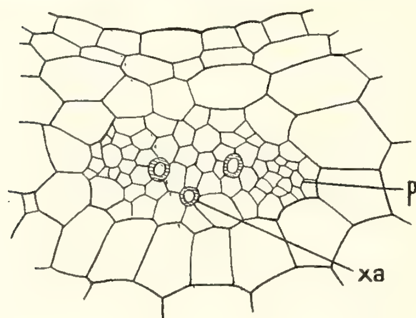


Fig. 208. — *Tagetes lucida.* — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon. — La phase alterne est représentée par un seul vaisseau xa, situé au bord externe du système conducteur.

Les faisceaux vasculaires primitifs, dans la plus grande partie de l'hypocotyle, sont représentés seulement au début par deux et même, au sommet, par un seul vaisseau alterne. De part et d'autre de ce vaisseau primitif se différencient ensuite des vaisseaux intermédiaires. Souvent, dans le cotylédon ainsi que dans la partie supérieure de l'hypocotyle, il n'y a de part et d'autre qu'un seul vaisseau intermédiaire, et ce vaisseau est séparé du vaisseau primitif (xa, fig. 208) par une ou plusieurs cellules de conjonctif, la disposition offerte par ces trois vaisseaux étant d'une régularité assez caractéristique.

Ensuite, de nouveaux vaisseaux s'ajoutent aux précédents et la disposition devient superposée, mais pendant longtemps la phase alterne peut être distinguée, le vaisseau primitif persistant entre les demi-faisceaux criblés qui demeurent nettement séparés dans la nervure médiane.

Scorzonera nigra. — Il y a dans la radicule quatre faisceaux criblés et quatre faisceaux vasculaires alternes. Les faisceaux criblés, largement étalés, se continuent d'abord tels quels dans l'hypocotyle, puis se modifient de la façon suivante.

Ils présentent chacun deux groupes criblés épaissis qui continuent les portions latérales du faisceau primitif, tandis que leur portion moyenne est continuée par des groupes criblés moins épais. Au-dessous des cotylédons, ces groupes moyens se réfléchissent brusquement et se continuent vers la périphérie de l'hypocotyle où ils forment un système de petits fascicules, disposés sur un cercle extérieur au cercle des autres groupes criblés, et pénètrent dans les cotylédons en conservant cette situation périphérique.

Après cette courbure des groupes criblés moyens, le cylindre central se montre composé de quatre faisceaux vasculaires accompagnés chacun des deux groupes criblés rapprochés l'un de l'autre, mais encore séparés par quelques vaisseaux alternes. Tandis que les deux faisceaux vasculaires, qui correspondent au plan médian des cotylédons, conservent nettement la disposition alterne, les deux autres ne sont représentés, un peu plus haut, que par des vaisseaux superposés situés en dedans des deux groupes criblés, qui désormais sont réunis en un groupe unique. Ces derniers groupes cribro-vasculaires correspondent aux nervures latérales qui ont un développement plus accéléré que les précédents.

Sur les coupes faites au-dessus, on observe une fente qui indique la séparation des deux cotylédons. A ce niveau, la disposition est la suivante : à chaque extrémité de cette fente il y a un groupe cribro-vasculaire qui va être continué dans les nervures latérales. De part et d'autre de cette fente, il y a un autre groupe qui a d'ordinaire conservé la disposition primitive. Le faisceau vasculaire est représenté par un ou deux vaisseaux alternes. Quelquefois, il n'est représenté que par des vaisseaux intermédiaires. En tous cas, les deux groupes criblés sont nettement séparés l'un de l'autre et cet état primitif subsiste sur une certaine hauteur dans la nervure médiane du cotylédon.

On peut constater des différences assez grandes entre les deux cotylédons d'une même plantule. Dans l'un, la disposition alterne est encore très nette, tandis que dans l'autre, à la base même, on voit quelques tubes criblés se différencier entre les deux groupes criblés primitifs.

A une certaine distance de la base, la phase primitive n'est

plus représentée dans la nervure médiane. Dès lors les divers groupes d éléments conducteurs ont tous la même disposition superposée.

Dahlia coccinea. — Dans la radicule de cette plante il y a quatre faisceaux criblés et quatre faisceaux vasculaires alternes qui se continuent jusqu'au sommet de l'hypocotyle.

Mais, tandis que dans la radicule chaque faisceau vasculaire est composé de trois vaisseaux en file radiale, dans l'hypocotyle, et même dès la base, il n'est plus composé que de deux vaisseaux ou même d'un seul vaisseau alterne.

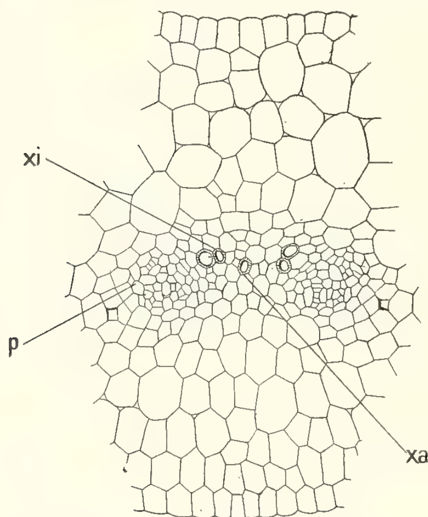


Fig. 209. — *Dahlia coccinea.* — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon, montrant nettement la persistance de l'arc sécréteur en dehors des fascicules criblés p.

Vers la partie supérieure de l'hypocotyle, un vaisseau intermédiaire se différencie de part et d'autre du vaisseau primitif, dans les deux faisceaux vasculaires qui correspondent à la nervure médiane. Les deux autres faisceaux, qui correspondent aux nervures latérales, ne conservent pas aussi longtemps leur état primitif. En se réfléchissant brusquement pour se rendre dans les cotylédons, ils ne se montrent plus représentés que par des vaisseaux superposés. A la base des cotylédons, on trouve donc, dans la nervure médiane, chacun des premiers faisceaux représenté par un vaisseau alterne (xa, fig. 209) qui persiste sur une faible hauteur ; puis, de part et d'autre, se montrent les vaisseaux intermédiaires, qui sont d'ordinaire séparés par plusieurs cellules de conjonctif. Ensuite se différencient de proche en proche les vaisseaux superposés.

Helianthus annuus. — Cette plante émet de bonne heure quatre radicelles dont la présence à la base de la radicule produit les modifications spéciales. Au-dessus de ces radicelles, on peut

observer la présence de l'assise pilifère sur plusieurs coupes, en même temps que l'existence d'arcs endodermiques dédoublés avec canaux sécréteurs en dehors des faisceaux criblés.

Ces quatre faisceaux criblés sont disposés aux quatre sommets arrondis d'un carré alternant avec quatre faisceaux vasculaires représentés à la base de l'hypocotyle par un ou deux vaisseaux alternes seulement. Deux des faisceaux criblés qui avoisinent l'un des faisceaux vasculaires correspondant aux

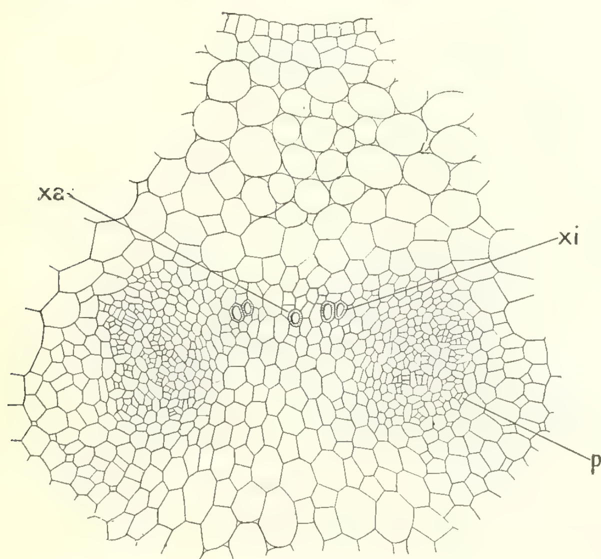


Fig. 210. — *Helianthus annuus.* — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon. — Un seul vaisseau alterne nettement séparé des vaisseaux intermédiaires xi, et situé très profondément.

nervures médianes des cotylédons sont continués chacun par deux fascicules criblés, dont l'un accompagne ce faisceau vasculaire, tandis que l'autre se montre écarté de plus en plus et se trouve situé en dehors du faisceau vasculaire qui correspond à la nervure latérale des cotylédons.

Des quatre faisceaux vasculaires, les deux qui correspondent à la nervure médiane des cotylédons sont représentés jusqu'au sommet de l'hypocotyle par un vaisseau alterne, tandis que les deux autres ont un développement plus accéléré et sont représentés, dans toute la partie supérieure de l'hypocotyle, par un vaisseau superposé formant avec la portion criblée la plus

récente un groupe cribro-vasculaire qui, au-dessus, se réfléchit et se continue par deux fascicules qui vont aux nervures latérales des cotylédons.

A la base des cotylédons, on a donc, dans la nervure médiane, un faisceau vasculaire représenté par un vaisseau alterne (xa, fig. 210), de part et d'autre duquel se montrent de bonne heure de nouveaux vaisseaux qui sont, comme dans le Dahlia, séparés du précédent par plusieurs cellules de conjonctif. Ces nouveaux vaisseaux intermédiaires, puis superposés, se succèdent à la façon habituelle.

Les nervures latérales, résultant de bifurcations successives, forment deux ou trois groupes cribro-vasculaires de chaque côté de la nervure médiane.

Vernonia arkansana. — Les deux faisceaux vasculaires se continuent de la radicule dans l'hypocotyle, et chacun demeure représenté jusqu'au voisinage du sommet, par un vaisseau alterne à la suite duquel se montrent d'autres vaisseaux d'ordinaire séparés du premier par plusieurs cellules de conjonctif. Ce vaisseau externe disparaît au sommet et dès lors le faisceau vasculaire n'est plus représenté que par quelques vaisseaux situés profondément qui correspondent seulement aux derniers vaisseaux alternes.

Ensuite, de part et d'autre, se montrent les vaisseaux intermédiaires, puis superposés.

Les faisceaux criblés se continuent de même dans l'hypocotyle où ils se montrent plus étalés que dans la radicule. Chacun d'eux est continué au-dessus par trois fascicules criblés : un médian, qui correspond aux nervures latérales des cotylédons, et deux latéraux, qui accompagnent les faisceaux vasculaires alternes dans les nervures médianes. En dedans des fascicules criblés médians, se montrent des vaisseaux superposés, de sorte que les nervures latérales ont une origine postérieure et ne présentent à aucun niveau la disposition primitive.

Au contraire, les nervures médianes montrent, à la base des cotylédons, une disposition primitive caractérisée par l'écartement notable des deux masses criblées et par la persistance de vaisseaux médians en alternance avec ces masses criblées.

Cichorium amara. — L'accélération est un peu plus grande

que dans *Vernonia arkansana*, parce que, dans la nervure médiane des cotylédons, la disposition primitive subsiste moins haut et moins longtemps.

Les deux faisceaux vasculaires sont représentés, jusque dans la partie supérieure de l'hypocotyle, par deux à trois vaisseaux alternes en file radiale. Vers le sommet, les vaisseaux externes disparaissant, seuls les vaisseaux internes subsistent.

Les deux faisceaux criblés, très étalés, occupent tout l'espace compris entre les faisceaux vasculaires et se continuent dans tout l'hypocotyle. Vers son sommet, ils sont continués chacun par trois fascicules, comme dans *Vernonia arkansana*, dont les latéraux accompagnent les faisceaux vasculaires primitifs dans les nervures médianes des cotylédons, tandis que le médian fournit les nervures latérales.

Comme d'ordinaire, ce fascicule médian ne présente que des vaisseaux superposés, et par suite les nervures latérales auxquelles il se rend n'offrent que la disposition superposée ; tandis que dans la nervure médiane la disposition alterne est représentée à la base où, sur quelques coupes au moins, on peut constater l'écartement des deux fascicules criblés avec lesquels les premiers vaisseaux différenciés se montrent en alternance. Mais au-dessus, cette première phase n'est plus représentée et c'est la disposition superposée qui lui fait suite.

Acroclinium album. — Les deux faisceaux vasculaires se continuent, dans l'hypocotyle, et dans la base des cotylédons où la phase primitive est représentée par un ou deux vaisseaux alternes profondément situés.

Les deux faisceaux criblés se continuent jusqu'au sommet de l'hypocotyle où leur font suite trois fascicules criblés qui se comportent comme chez les autres Composées.

Les nervures latérales ont donc la disposition superposée dès leur base, tandis que la nervure médiane offre la disposition alterne. C'est seulement à quelque distance de la base que les deux groupes criblés se montrent unis, sur la ligne médiane, en une seule masse en dedans de laquelle les premiers vaisseaux qui se différencient sont superposés.

Centaurea Cyanus. — Les deux faisceaux criblés se dédoublent dès la base de l'hypocotyle et se montrent aux

quatre angles du carré qui constitue le cylindre central.

Au sommet, chaque demi-faisceau criblé est continué par deux fascicules criblés dont l'un accompagne dans le cotylédon le faisceau vasculaire alterne, tandis que l'autre s'unit à son semblable pour constituer le groupe criblé qui correspond aux nervures latérales des cotylédons.

Les deux faisceaux vasculaires se continuent de la radicule dans l'hypocotyle, mais au sommet la disposition primitive n'est plus représentée que par les vaisseaux alternes les plus internes..

A la base des cotylédons, des cloisonnements apparaissent en dehors de ces vaisseaux, montrant une accélération assez grande. Les deux fascicules criblés deviennent réunis l'un à l'autre par les tubes criblés issus de ces cloisonnements et la disposition superposée s'établit rapidement, masquant plus ou moins complètement l'alternance du début.

Carthamus tinctorius. — Les deux faisceaux criblés sont continués chacun par trois fascicules dont le moyen correspond à la nervure latérale des cotylédons.

Les deux faisceaux vasculaires sont continués jusqu'au sommet de l'hypocotyle où leur première phase est représentée seulement par quelques vaisseaux situés profondément. De part et d'autre se différencient de nouveaux vaisseaux. On a alors, au niveau où s'insèrent les cotylédons, sept à huit vaisseaux différenciés dans chaque faisceau vasculaire primitif correspendant à la nervure médiane du cotylédon, tandis que la portion criblée moyenne qui correspond à la nervure latérale ne montre encore aucun vaisseau différencié.

Un peu plus haut, c'est-à-dire à la base des cotylédons, dans chaque nervure latérale, on trouve un vaisseau superposé déjà bien différencié.

Cela montre encore l'accélération basifuge, puisque au-dessous, au sommet de l'hypocotyle, aucun vaisseau n'était encore différencié, dans le même fascicule.

Notobasis syriaca. — Cette plante montre dans la base de ses cotylédons la persistance de la disposition primitive. L'alternance y est très nette et facilement observable.

Arctotis grandis. — Dans la radicule, il y a encore deux fais-

ceaux criblés et deux faisceaux vasculaires alternes. Les deux faisceaux criblés sont continués directement dans l'hypocotyle, puis, au-dessous des cotylédons trois fascicules criblés font suite à chacun d'eux. Le fascicule moyen correspond aux nervures latérales ; les fascicules latéraux accompagnent les faisceaux vasculaires primitifs dans les nervures médianes des cotylédons.

Les deux faisceaux vasculaires sont continués de la radicule dans l'hypocotyle. A la partie supérieure de l'hypocotyle ils sont représentés au début par quelques vaisseaux alternes situés profondément. De part et d'autre de ces vaisseaux se différencient ensuite de nouveaux vaisseaux et, en dedans de la région médiane des faisceaux criblés primitifs, on peut constater bientôt la présence de plusieurs vaisseaux superposés.

Ces derniers vaisseaux sont en continuité avec les vaisseaux qui au-dessus se trouvent en superposition avec les fascicules criblés moyens, c'est-à-dire correspondent aux nervures latérales des cotylédons qui ont, dès leur point de départ, une disposition superposée.

Les faisceaux vasculaires primitifs sont continués dans les cotylédons où, à la base, ils sont représentés seulement par quelques vaisseaux alternes et intermédiaires, de part et d'autre desquels se différencient rapidement des vaisseaux superposés.

A la base des cotylédons, dans la nervure médiane, les deux fascicules criblés demeurent écartés l'un de l'autre, mais les vaisseaux alternes étant situés profondément, l'aspect primitif se trouve peu frappant en ce qui concerne l'élément vasculaire.

Guizotia oleifera. — Cette plante offre un bon exemple pour constater dans le cotylédon la succession des différentes phases.

Dans la radicule, on ne trouve d'ordinaire que deux faisceaux vasculaires alternes. Mais au-dessus, à la base de la radicule, on peut trouver trois faisceaux criblés et trois faisceaux vasculaires alternes qui se continuent dans l'hypocotyle. On observe même dans l'hypocotyle quatre faisceaux vasculaires, dont deux correspondant au plan médian des cotylédons et deux placés en croix avec les précédents. Les deux premiers sont représentés chacun au moins par un vaisseau alterne peu profondément

situé, tandis que les deux autres ne sont représentés, surtout dans la région supérieure, que par des vaisseaux intermédiaires.

Les quatre faisceaux criblés sont situés aux quatre sommets d'un carré que dessine la région centrale dans la plus grande partie de l'hypocotyle. Au sommet, ces faisceaux criblés sont continués chacun par un fascicule qui s'unit bientôt au fascicule voisin pour constituer le groupe criblé qui se rend aux nervures latérales, tandis que l'autre accompagne le faisceau vasculaire alterne dans la nervure médiane.

On peut constater aussi chez *Taraxacum Dens-leonis* la persistance de la disposition alterne dans la base des cotylédons.

De même dans *Artemisia Absinthium*, où, l'axe de la plantule étant très grêle, la disposition alterne se continue, très régulière, de la radicule dans la plus grande partie de l'hypocotyle. Au sommet, la portion moyenne de chacun des deux faisceaux criblés primitifs est continuée dans les nervures latérales, tandis que leur portion latérale est continuée dans la nervure médiane par un fascicule qui, divergeant de plus en plus, arrive à s'unir, en dehors du faisceau vasculaire primitif, au fascicule de l'autre faisceau criblé. On a donc au-dessous des cotylédons quatre groupes criblés seulement.

En dedans des deux groupes qui correspondent aux nervures médianes des cotylédons, quelques vaisseaux superposés sont déjà différenciés, alors que les groupes qui correspondent aux nervures latérales n'ont pas encore de vaisseaux différenciés.

MONOCOTYLÉDONES

Aroidées. — *Arum italicum*. — L'accélération du développement dans cette plante est assez grande, aussi la première phase n'est pas représentée dans son cotylédon. Des quatre faisceaux criblés et des quatre faisceaux vasculaires alternes, qui sont bien développés dans sa radicule où ils arrivent à se réunir au centre, l'un des faisceaux vasculaires, d'ordinaire plus développé que les autres, se continue sans inflexion dans l'hypocotyle. En même temps, les deux faisceaux criblés entre lesquels il se trouve se montrent de plus en plus rapprochés l'un de l'autre, en dehors de lui, par suite de l'apparition des tubes

criblés intermédiaires, puis superposés. Quand les vaisseaux alternes ne sont plus représentés, les deux faisceaux criblés sont réunis l'un à l'autre en un seul arc criblé, en dedans duquel se différencient les vaisseaux superposés.

C'est cette formation cribro-vasculaire, qui se continue dans la nervure médiane du cotylédon.

Les deux autres faisceaux vasculaires, situés à droite et à gauche du précédent, subissent une accélération un peu plus grande. Ils ne sont représentés, au niveau de l'insertion cotylédonaire, que par des vaisseaux superposés qui, de part et d'autre de la direction centripète primitive, forment avec les éléments criblés un groupe cribro-vasculaire qui se réfléchit fortement pour se continuer dans le cotylédon. Par conséquent, ce cotylédon possède de chaque côté de sa nervure médiane deux nervures latérales.

Le quatrième faisceau vasculaire, qui, à ce niveau, n'est plus représenté, développera un peu plus tard ses vaisseaux superposés et sera continué dans la première feuille.

Il peut n'y avoir qu'une seule nervure latérale d'un côté du cotylédon, tandis que l'autre côté en possède deux; il peut même n'y avoir qu'une seule nervure latérale des deux côtés du cotylédon.

Liliacées. — *Cordyline indivisa.* — La radicule possède quatre faisceaux criblés et quatre faisceaux vasculaires en alternance. Au début, ces deux sortes de faisceaux sont de taille assez comparable, chaque faisceau vasculaire présentant à ce moment trois à quatre vaisseaux groupés souvent en file radiale unique. D'ordinaire, les deux premiers vaisseaux sont disposés côte à côte au contact du péricycle.

Au-dessus de la région des poils, l'axe hypocotylé se distingue de la radicule en ce que l'assise pilifère se trouve remplacée par une assise formée de cellules allongées radialement et serrées les unes contre les autres. Les quatre faisceaux criblés (p, fig. 211) se continuent dans l'hypocotyle. Des quatre faisceaux vasculaires (xa, fig. 211), un seul se continue directement dans l'hypocotyle, les trois autres cessent progressivement leur différenciation. Il en résulte qu'à une certaine distance au-dessus de sa base, l'hypocotyle montre quatre fais-

ceaux criblés (p, fig. 212) à peu près semblables et également espacés, et un seul faisceau vasculaire bien développé, comprenant d'ordinaire une dizaine de vaisseaux (xa, fig. 212) alternes disposés en un groupe compact.

Ce faisceau vasculaire alterne est la continuation directe

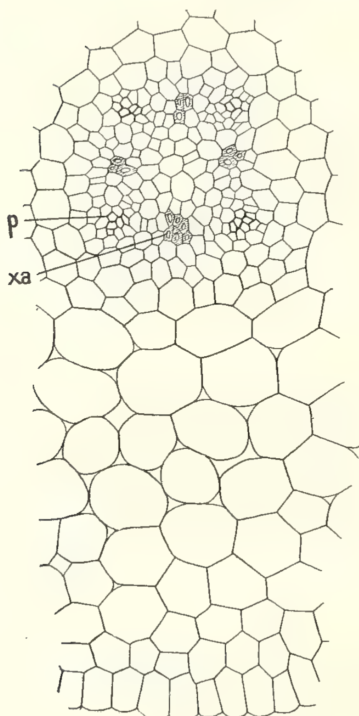


Fig. 211. — *Cordyline indivisa.* — Portion de coupe transversale de la base de la radicule. Le faisceau vasculaire primitif xa correspondant au cotylédon offre un développement plus grand que les autres.

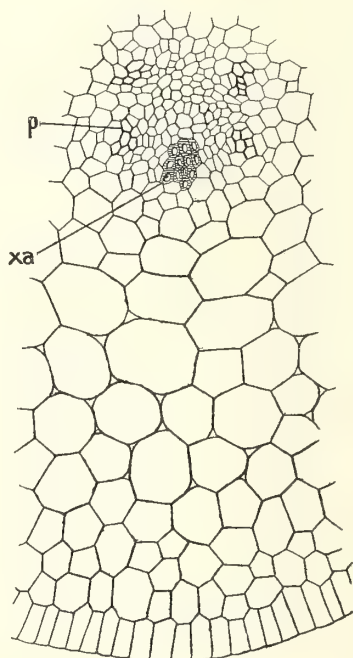


Fig. 212. — *Cordyline indivisa.* — Portion de coupe transversale de l'hypocotyle. — Les quatre faisceaux criblés p persistent, tandis que seul le faisceau vasculaire cotylédonaire est représenté.

d'un des faisceaux radiculaires. On reconnaît aisément la place des trois autres faisceaux vasculaires alternes, entre les faisceaux criblés, mais ils ne sont encore représentés par aucun élément différencié.

Un peu plus haut dans l'hypocotyle, les faisceaux criblés se montrent rapprochés deux par deux de chaque côté du plan diamétral passant par le faisceau vasculaire. A partir de ce niveau, il existe un faisceau vasculaire alterne et deux groupes

criblés assez larges dont chacun est la continuation de deux faisceaux primitifs. Cet ensemble se réfléchit un peu vers l'extérieur pour se continuer dans le cotylédon où il conserve la même disposition, jusqu'au sommet du cotylédon encore enfermé dans la graine. A cette époque du développement, la disposition alterne est donc réalisée dans la plante entière.

Ce cas peut être comparé à celui déjà décrit dans le genre *Allium*. Dans ce genre, la structure de la racine étant binaire, c'est la moitié du xylème de la racine qui est représentée dans le cotylédon, tandis que dans *Cordyline indivisa*, la radicule est quaternaire et le quart seulement du xylème de la radicule est représenté dans le cotylédon.

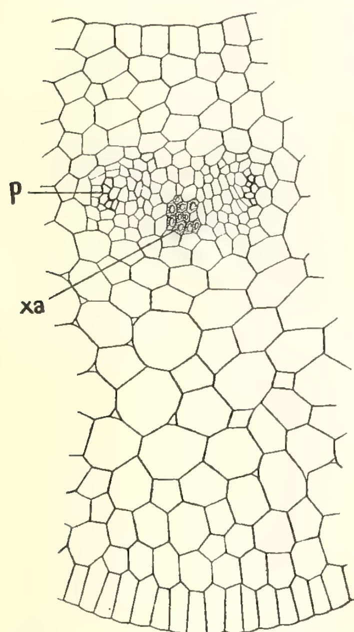


Fig. 213. — *C. indivisa* — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon. — Le faisceau vasculaire alterne primitif xa a acquis un développement plus grand que dans les parties inférieures.

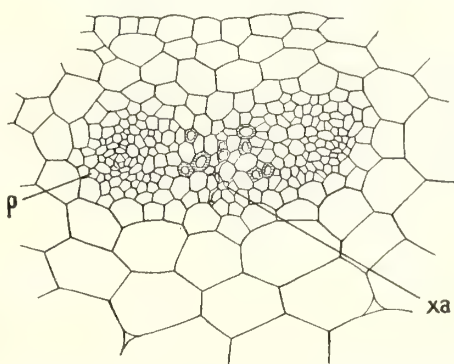


Fig. 214. — *C. indivisa.* — Portion de coupe transversale du cotylédon, à une certaine distance de sa base, montrant les vaisseaux alternes en voie de résorption.

A ce moment, le faisceau vasculaire alterne, à la base du cotylédon, est formé de huit à dix vaisseaux (xa, fig. 213) groupés plusieurs côte à côte et situés entre deux groupes criblés qui sont chacun la continuation de deux faisceaux criblés radiculaires. Ensuite, de nouveaux vaisseaux se différencient à droite et à gauche des derniers vaisseaux alternes, et leur nombre augmentant, ils forment avec eux un Y à branches assez écartées.

Pendant que le nombre des vaisseaux nouveaux augmente, les vaisseaux alternes sont résorbés et disparaissent. On a alors deux groupes cribro-vasculaires séparés l'un de l'autre par une bande de conjonctif médiane dans laquelle on peut long-

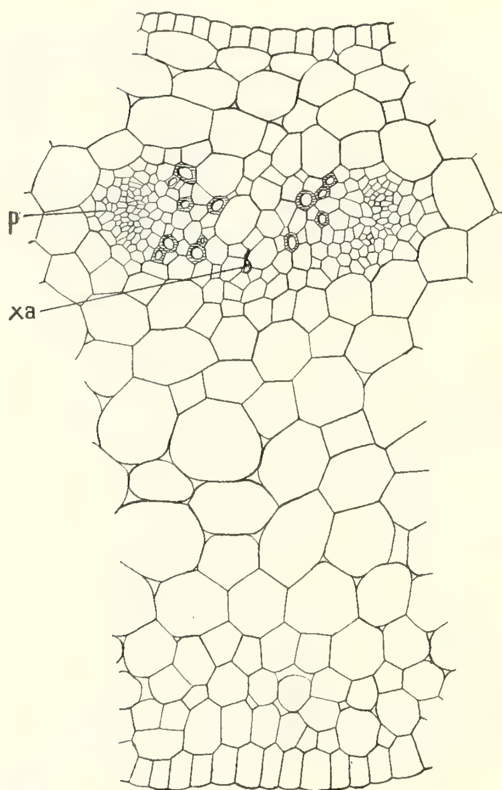


Fig. 215. — *C. indivisa*. — Portion de coupe transversale du cotylédon dans sa région moyenne, montrant les vaisseaux alternes presque complètement résorbés.

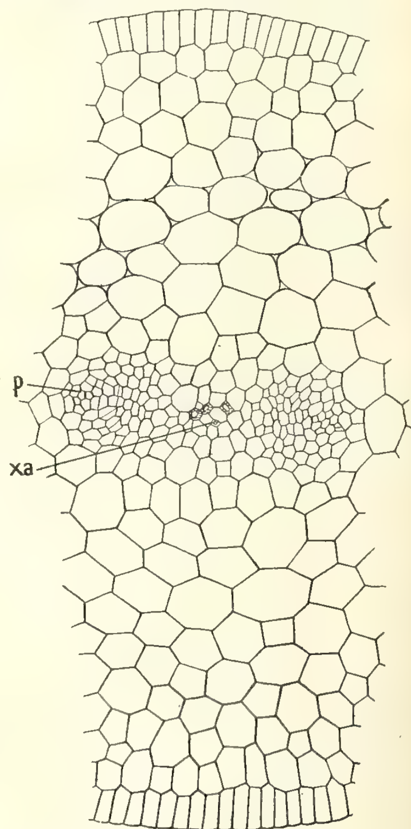


Fig. 216. — C. *indivisa*. — Portion de coupe transversale du sommet du cotylédon. — État jeune. — La phase alterne n'est plus représentée que par un seul vaisseau xa.

temps encore observer les vestiges des vaisseaux alternes (xa, fig. 214, 215).

Dans le jeune âge, les deux faisceaux criblés se continuent tels quels dans le cotylédon, puis, à mesure que de nouveaux tubes criblés se différencient, et surtout quand les cloisonnements secondaires se produisent, leur orientation devient presque perpendiculaire au groupe des premiers vaisseaux, de telle sorte que

les vaisseaux se trouvent superposés tout en étant situés tangentiellement. Avant que soit réalisée la résorption de tous les vaisseaux anciens, les deux groupes cribro-vasculaires se montrent opposés l'un à l'autre avec un xylème unique.

Cordyline calocoma. — La radicule présente, au début, trois faisceaux criblés et trois faisceaux vasculaires alternes. Ces deux sortes de faisceaux se continuent dans l'hypocotyle, mais à sa partie supérieure deux des faisceaux vasculaires cessent leur différenciation, tandis que l'autre acquiert de nouveaux vaisseaux et se continue directement dans le cotylédon au plan médian duquel il correspond. Les deux faisceaux criblés voisins de ce faisceau vasculaire sont continués aussi dans le cotylédon où ils demeurent en alternance avec lui, tandis que le troisième faisceau criblé cesse sa différenciation dans la région supérieure de l'hypocotyle.

On constate à la base du cotylédon la présence de cloisonnements secondaires en dedans des faisceaux criblés, alors que, dans l'hypocotyle et dans la radicule, il n'y en a encore aucune trace, ce qui est encore une manifestation de l'accélération basifuge.

Ensuite, de nouveaux vaisseaux se différencient de part et d'autre des derniers vaisseaux alternes. Ces vaisseaux se trouvent rapidement en superposition avec les tubes criblés dans le cotylédon. En effet, les deux faisceaux criblés sont très écartés l'un de l'autre, et leur orientation est très inclinée. Aussi, quand les vaisseaux primitifs après résorption ont disparu, on a en apparence deux groupes cribro-vasculaires opposés l'un à l'autre par leur xylème. Pendant un certain temps, il subsiste entre ces deux groupes des vestiges de vaisseaux en voie de résorption.

A la suite des vaisseaux superposés, on voit aussi se différencier des vaisseaux qui entourent de part et d'autre les groupes criblés et correspondent aux premiers vaisseaux de la phase périphérique (xp, fig. 89). C'est surtout vers l'extrémité des cotylédons que se trouvent ces vaisseaux périphériques et on constate leur présence dans diverses espèces de cette famille.

Quand la seconde feuille de la plantule est épanouie, les deux groupes cribro-vasculaires sont séparés l'un de l'autre par une large bande médiane de conjonctif.

Dracaena Draco. — Dans cette espèce le nombre des faisceaux est beaucoup plus grand que dans les espèces précédentes appartenant au même genre, et il en est ainsi de l'accélération. Dans l'exemplaire pris comme exemple, la radicule possède quinze faisceaux criblés et quinze faisceaux alternes. Ces deux sortes de faisceaux se continuent dans l'hypocotyle, mais, dans une moitié, les faisceaux vasculaires ne sont réprésentés par aucun vaisseau différencié, alors que les faisceaux criblés sont déjà bien développés. Par contre, dans l'autre moitié, les faisceaux vasculaires subissent une accélération qui se traduit par la suppression des vaisseaux alternes. Les vaisseaux intermédiaires sont d'abord seuls représentés.

En même temps, des tubes criblés intermédiaires, puis superposés apparaissent, de sorte que les faisceaux criblés primitifs se rapprochent l'un de l'autre, et s'unissent deux par deux, en dehors du lieu occupé, au-dessous, par le faisceau vasculaire alterne. Ensuite, des vaisseaux superposés se différencient, et l'on a des groupes cribro-vasculaires qui se continuent dans toute la hauteur du cotylédon.

Ces groupes sont d'abord répartis suivant un arc de cercle, comme dans l'hypocotyle, puis peu à peu, en s'élevant, ils se répartissent suivant un cercle assez régulier, de telle sorte que dans le limbe cotylédonaire ils sont disposés en cercle comme dans la tige.

Yucca aloifolia. — Dans la radicule, il y a d'ordinaire cinq faisceaux criblés entre lesquels se montrent un peu plus tard cinq faisceaux vasculaires alternes. Les premiers vaisseaux sont groupés côte à côte, de telle sorte que la largeur des faisceaux vasculaires est presque égale à la largeur des faisceaux criblés.

Vers la base de la radicule, certains faisceaux manifestent une accélération plus grande. Dans la base de l'hypocotyle, l'un des faisceaux criblés et le faisceau vasculaire voisin cessent leur différenciation. Les deux faisceaux criblés situés à l'opposé des précédents se montrent de plus en plus rapprochés l'un de l'autre, par suite de l'apparition de tubes criblés nouveaux. Le faisceau vasculaire situé entre ces derniers subit une accélération très grande, ses vaisseaux alternes cessent d'être représentés, ses vaisseaux intermédiaires se montrent, puis ses

vaisseaux superposés apparaissent de part et d'autre, de sorte que l'on a un peu plus haut deux groupes cribro-vasculaires. Mais pendant un certain temps, la disposition primitive est indiquée par la persistance des vaisseaux intermédiaires et des derniers vaisseaux alternes qui forment ensemble un V très ouvert et témoignent de l'origine unique du faisceau vasculaire.

C'est cet ensemble qui, en se continuant au-dessus, constitue le système conducteur de la nervure médiane du cotylédon.

Les deux autres faisceaux criblés primitifs, en se continuant, contribuent à la formation des nervures latérales. Pour cela, chacun des faisceaux vasculaires voisins développe ses vaisseaux intermédiaires du côté correspondant au faisceau criblé, puis ses vaisseaux superposés, de façon qu'on a ainsi un groupe cribro-vasculaire de chaque côté. Ce groupe, par suite, ne correspond qu'à un seul faisceau criblé primitif et à la moitié d'un faisceau vasculaire.

Chlorophytum amamense. — La radicule possède trois faisceaux criblés et trois faisceaux vasculaires alternes qui se touchent au centre, car le cylindre central est étroit, de sorte que chaque faisceau est formé seulement de deux à trois vaisseaux. Ces faisceaux se continuent dans l'hypocotyle.

Un seul des faisceaux vasculaires se continue jusque dans le cotylédon où il est accompagné par les deux faisceaux criblés qui l'avoisinent. Dans la base du cotylédon on retrouve donc ces trois faisceaux (fig. 217) qui présentent une alternance bien nette.

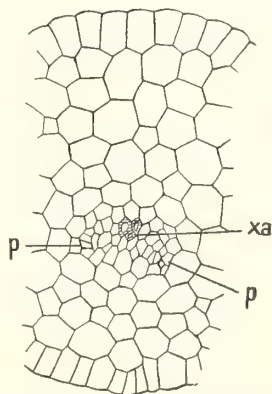


Fig. 217. — *Chlorophytum amamense.* — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon — xa, vaisseau alterne suivi d'un vaisseau intermédiaire de part et d'autre ; p, faisceau criblé primitif.

Au-dessus du départ du faisceau cotylédonaire, les autres faisceaux demeurent sans être représentés pendant un certain temps. Ensuite, ces faisceaux présentent un accélération qui se manifeste par la suppression des phases alterne et intermédiaire, de sorte que, dès la base de la première feuille, la dispotion superposée est seule représentée.

Il y a aussi une particularité qu'il convient de signaler parce que nous ne l'avons pas rencontrée dans les autres Monocotylédones étudiées. Le cotylédon du *Chlorophytum* conserve son extrémité enfermée dans le tégument de la graine, qui demeure elle-même dans le sol ou au voisinage du sol, de telle façon que le cotylédon se trouve dirigé de haut en bas, après une certaine durée de la végétation.

D'autre part, il se fait dans la base de l'axe épicotylé une croissance intercalaire assez marquée qui entraîne les faisceaux cotylédonaires vasculaire et criblés à une certaine distance au-dessus de leur point d'insertion. Il résulte de ces faits que le système conducteur est dirigé d'abord de bas en haut, puis brusquement sa direction change pour se continuer de haut en bas. Comme ce changement de direction s'effectue dans l'épaisseur de la gaine cotylédonaire, une même coupe transversale, menée au-dessus du nœud cotylédonaire, présente une section de la portion ascendante du système conducteur et une section de sa portion descendante, l'une offrant une orientation inverse de l'autre.

Amaryllidacées. — *Tacca integrifolia*. — Dans la radicule, les deux faisceaux vasculaires qui alternent avec les deux faisceaux criblés arrivent à former ensemble une bande diamétrale complète, bien que les premiers vaisseaux soient groupés côte à côte, au nombre de trois à quatre, au contact du péricycle.

Ces deux sortes de faisceaux sont continués dans l'hypocotyle, mais l'un des faisceaux vasculaires cesse d'être différencié à une certaine distance, et seul le faisceau vasculaire qui correspond au cotylédon est continué au-dessus où on le voit représenté par plusieurs vaisseaux alternes. Les deux faisceaux criblés qui étaient assez étalés dans la radicule se montrent plus étalés encore dans l'hypocotyle par suite de l'apparition de tubes criblés nouveaux. Vers son sommet, ils s'étalent tellement qu'ils arrivent à occuper les trois quarts de la périphérie du cylindre central. A ce niveau, c'est-à-dire au niveau d'insertion du cotylédon, on a donc un faisceau vasculaire et deux faisceaux criblés réunis l'un à l'autre au point diamétralement opposé au faisceau vasculaire ; de telle sorte que ces deux

faisceaux criblés forment ensemble un nouveau massif criblé, disposé en forme de fer à cheval, en apparence unique.

Au-dessus, le faisceau vasculaire se réfléchit un peu pour se continuer dans le cotylédon et une portion du massif criblé située de chaque côté se réfléchit en même temps que lui et est continuée aussi dans le cotylédon. A la base de ce cotylédon, on a donc un faisceau vasculaire continuation directe du faisceau de la radicule représenté par plusieurs vaisseaux alternes situés sur la ligne médiane et deux groupes criblés dont chacun est la continuation d'une portion d'un faisceau criblé de la radicule, la disposition alterne persistant jusque-là de façon très nette.

Les portions du massif criblé, qui ne sont pas continuées dans le cotylédon, ne sont pas représentées davantage dans la tige au-dessus du niveau d'insertion du cotylédon, au moins pour le moment.

Dans le cotylédon, à quelque distance de sa base, les vaisseaux alternes ne sont plus représentés ; des tubes criblés intermédiaires se différencient, puis des tubes criblés superposés se montrent en premier lieu et les deux groupes criblés se trouvent par suite réunis l'un à l'autre, sur la ligne médiane. La phase alterne et la phase intermédiaire sont désormais supprimées et la phase superposée seule est représentée dans la portion distale du cotylédon.

Le développement se poursuivant, l'on peut voir se différencier, dans la portion basilaire du cotylédon, de nouveaux vaisseaux alternes, puis des vaisseaux intermédiaires et ensuite des vaisseaux superposés, de sorte que l'on a, dans cette portion, un faisceau vasculaire complet, dans lequel la présence des vaisseaux alternes demeure longtemps facile à constater.

Pendant que ces formations se produisent dans le cotylédon, de nouveaux vaisseaux se montrent pareillement dans l'hypocotyle. Mais le second faisceau vasculaire présente au sommet de l'hypocotyle une accélération plus grande, les vaisseaux alternes et intermédiaires ne sont pas représentés, les premiers vaisseaux qui apparaissent sont des vaisseaux superposés qui se montrent en dedans de l'arc criblé. Ils sont disposés, en outre, en plusieurs points correspondant à autant de groupes

cribro-vasculaires destinés à la première feuille. Cette première feuille aura par conséquent, dès sa base, une disposition superposée, non seulement dans sa nervure médiane qui paraît continuer le second faisceau vasculaire de la radicule, mais encore dans les deux nervures latérales situées de part et d'autre de la précédente.

On peut encore signaler l'inclinaison très marquée que présentent dans le cotylédon les deux groupes criblés, même après leur réunion en un groupe médian. Il en résulte un aspect assez particulier, qui est accentué par le groupement que présentent les vaisseaux et qui persiste jusqu'au voisinage de l'extrémité du cotylédon.

Alstroemeria pulchella. — La radicule possède d'ordinaire quatre faisceaux criblés et quatre faisceaux vasculaires alternes. Deux de ces faisceaux, diamétralement opposés l'un à l'autre, sont continués dans la tige, tandis que les deux autres ne sont plus représentés, au-dessus de la base. Des deux faisceaux vasculaires représentés, l'un acquiert au début un plus grand développement que l'autre et se continue directement dans le cotylédon où il est représenté par plusieurs vaisseaux alternes.

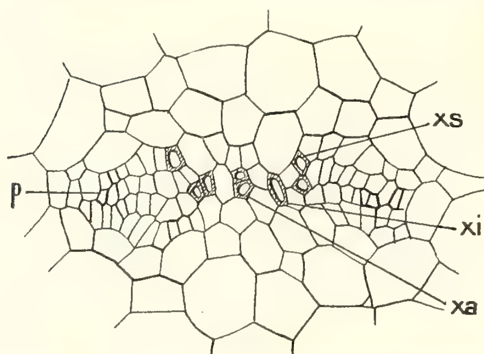


Fig. 218. — *Alstroemeria pulchella.* — Portion de coupe transversale de la base du cotylédon montrant les groupes criblés orientés perpendiculairement au plan médian du cotylédon.

Les deux faisceaux criblés qui avoisinent ce faisceau vasculaire sont continués aussi directement de la radicule dans le cotylédon.

A la base de ce cotylédon, ces deux faisceaux criblés (p, fig. 218) demeurent très écartés l'un de l'autre et les vaisseaux qui suivent le groupe des premiers vaisseaux alternes forment, en se différenciant, une bande vasculaire étroite dont la direction tangentielle donne à cette formation, plus tard, un aspect caractéristique.

Iridées. — *Pardanthus sinensis.* — Des quatre faisceaux vasculaires alternes qui existent bien développés dans la radicule et qui persistent encore à la base de la tige, deux seulement se continuent au-dessus; les deux autres, situés en croix avec les précédents, demeurent un temps plus ou moins long sans être représentés à partir de ce niveau inférieur. Des deux faisceaux persistants, l'un acquiert au début un développement supérieur à l'autre. Il présente sept vaisseaux, sur un échantillon pris pour exemple, tandis que l'autre faisceau, qui lui est diamétralement opposé, est formé seulement de trois vaisseaux. Dans le premier, les vaisseaux sont disposés mi-partie sur deux rangées, de sorte que l'allongement du faisceau dans le sens radial est très marqué.

Ce faisceau est continué directement dans le cotylédon où il est représenté par le même nombre de vaisseaux alternes, au moins à la base.

Des quatre faisceaux criblés de la radicule, deux sont continués directement dans le cotylédon, ce sont ceux qui avoisinent le faisceau vasculaire le plus développé.

A la base du cotylédon, qui est échancrée et forme même une portion engainante dans laquelle se développe la première feuille, on trouve donc une disposition alterne typique : le faisceau vasculaire, continuation directe d'un faisceau vasculaire de la radicule, se trouvant entre les deux faisceaux criblés qui sont eux-mêmes la continuation directe de deux des faisceaux criblés de la radicule.

Ensuite, des vaisseaux intermédiaires, puis superposés, se différencient de part et d'autre des vaisseaux alternes, pendant que les premiers vaisseaux alternes sont résorbés et disparaissent. De sorte que, plus tard, l'on a, à la base du cotylédon, deux groupes cribro-vasculaires presque opposés l'un à l'autre par leur xylème, en raison de l'orientation fortement inclinée qu'offrent les deux faisceaux criblés primitifs. Ces deux groupes se trouvent séparés l'un de l'autre par plusieurs cellules de conjonctif, quand la bande vasculaire primitive qui en faisait un groupe vasculaire unique a complètement disparu.

Le faisceau vasculaire opposé au faisceau cotylédonaire

se réfléchit brusquement pour se continuer dans la première feuille qui apparaît du côté opposé au cotylédon.

Mais ce faisceau, qui n'était représenté, au-dessous du cotylédon, que par quelques vaisseaux alternes les plus internes, subit pendant sa réflexion une accélération telle que, dès la base de la première feuille, il n'est plus représenté que par des vaisseaux superposés.

En effet, les deux autres faisceaux criblés, qui se trouvent situés l'un à sa droite, l'autre à sa gauche, se continuent vers la base de la feuille en se montrant de plus en plus rapprochés l'un de l'autre, par suite de l'apparition de tubes criblés nouveaux ; de sorte que, dès la base de la feuille, ils se trouvent unis en un seul groupe criblé situé en dehors du groupe vasculaire.

CONCLUSION

Les observations qui viennent d'être décrites font connaître un certain nombre de faits particuliers, en même temps qu'elles confirment les résultats déjà exposés dans la seconde partie de ce Mémoire. Elles nous permettent donc, sans qu'il soit nécessaire de rappeler en détail les uns et les autres, de formuler en terminant les conclusions générales suivantes.

1° — L'appareil conducteur des plantes vasculaires présente, dans sa marche évolutive, des phases successives caractérisées chacune par une disposition spéciale des vaisseaux et des tubes criblés.

A. — Toutes ces phases peuvent être groupées en deux cycles successifs.

a. — Le premier cycle comprend la phase centrique, la phase excentrique et la phase alterne, à laquelle se rattache la disposition opposée.

b. — Le second cycle a pour point de départ la phase alterne, suivie de la phase intermédiaire, à laquelle succède la phase superposée qui peut elle-même être suivie de la phase périphérique.

b'. — La structure dite secondaire se rattache à la phase superposée et appartient ainsi au second cycle. Quand on sépare

complètement, comme on le fait généralement, la structure secondaire de la structure primaire, la distinction entre ces deux structures acquiert de ce fait une importance beaucoup trop considérable, en regard des formations d'origine primaire.

B. — Les dispositions vasculaires qui correspondent aux diverses phases des deux cycles doivent être considérées, non pas comme autant de types différents de structure, mais comme les états successifs d'un même type d'appareil conducteur, qui est, d'après nous, le type général.

a. — Il n'y a pas un type propre à la racine et un type différent propre à la tige, car l'appareil conducteur peut présenter dans l'une et dans l'autre des dispositions identiques, ainsi qu'on le constate en comparant, par exemple, une racine de *Cryptomeria* à une tige de *Sphenophyllum*.

b. — En revanche, on ne doit plus comparer la disposition alterne de la racine et la disposition superposée de la tige. En admettant l'identité du faisceau vasculaire alterne de la racine et du faisceau superposé de la tige, puis en expliquant leur inversion par un dédoublement suivi d'une rotation, on fait une triple hypothèse qui doit être complètement abandonnée. En effet : 1° il n'y a pas identité entre le faisceau superposé et le faisceau alterne, parce que le premier est formé de vaisseaux et d'éléments non vasculaires, tandis que le second est formé exclusivement de vaisseaux; 2° le dédoublement n'a jamais lieu; 3° la rotation ne se produit pas davantage.

C'est pourquoi on ne peut accepter, non plus, la notion de divergeant, telle qu'on l'a définie (1) chez les Phanérogames.

C. — La disposition alterne de la racine et la disposition superposée de la tige sont différentes, non point parce qu'elles appartiennent à deux membres différents, mais parce qu'elles ne correspondent pas à la même phase de l'évolution.

En d'autres termes, quand on compare les formations vasculaires de la tige et de la racine, elles se montrent semblables si elles correspondent à la même phase, tandis qu'elles se montrent dissemblables si elles correspondent à des phases différentes.

(1) Chodat R., Principes de Botanique. Genève, 1907, p. 229.

2°. — L'évolution de l'appareil conducteur n'a pas conservé dans la tige le caractère ancestral qui s'est maintenu dans la racine, et c'est pour cela qu'on a pu opposer si longtemps l'une à l'autre ces deux parties du végétal.

A. — Dans la tige, l'évolution est limitée au premier cycle chez un grand nombre de Cryptogames, mais chez les autres plantes de ce groupe elle s'est poursuivie durant le second cycle. Ainsi, chez *Poroxylon Edwarsii*, la phase alterne, bien représentée au début, est suivie de la phase intermédiaire, puis de la phase superposée pendant laquelle d'épaisses formations secondaires se produisent. Ces mêmes phases sont également représentées dans la tige des *Sphenophyllum*, des *Protocalamites*, etc.

a. — Dans ces plantes fossiles, les premières phases du second cycle sont représentées non seulement dans la tige entière, mais encore les formations qui leur correspondent persistaient pendant toute la durée de cette tige, ainsi qu'en témoignent les échantillons qui nous sont parvenus.

b. — Dans les plantes plus récentes, l'évolution dans la tige subit une accélération, et cette accélération est plus ou moins grande suivant les plantes considérées. Déjà, dans la tige adulte des *Equisetum* qui ont succédé aux *Protocalamites*, les premières phases du second cycle sont supprimées. Elles sont supprimées également dans la tige adulte des Phanérogames.

c. — Toutefois, chez beaucoup de Phanérogames vivantes, ces premières phases sont encore représentées au début de la tige, alors qu'au-dessus de l'hypocotyle, elles sont supprimées, par suite de l'accélération basifuge; mais les éléments conducteurs qui les représentent n'ont qu'une existence transitoire, de sorte que, même dans l'hypocotyle, il ne subsiste plus tard chez ces plantes aucune trace des formations primitives.

d. — Enfin, dans la tige des autres Phanérogames vivantes, l'accélération est plus grande encore, les phases précédentes sont complètement supprimées, la disposition superposée apparaît en premier lieu, dès la base de la tige, et même les premiers vaisseaux qui se différencient appartiennent souvent aux formations secondaires.

B. — Dans la racine, au contraire, l'évolution ne présente

jamais cette accélération. Ainsi, la phase alterne est représentée au début, aussi bien chez les Phanérogames actuelles que chez les Cryptogames les plus primitives.

L'évolution, limitée à cette phase chez beaucoup de Cryptogames et chez un certain nombre de Phanérogames, se poursuit chez les autres plantes en présentant successivement les mêmes dispositions que dans la tige. Seulement, le caractère ancestral persiste dans la racine, et la seule accélération que l'on puisse constater se manifeste par la résorption des éléments conducteurs primitifs, résorption qui d'ailleurs s'effectue en général assez tardivement.

3°. — Il résulte de cette différente manière d'être que la jeune racine présente une disposition constante, tandis que la jeune tige offre une disposition variable avec le degré de son évolution. Par suite, le raccordement de l'une à l'autre n'est pas uniforme.

A. — Tantôt la disposition dans la tige est antérieure à la phase alterne et le raccordement a lieu de la tige vers la racine, comme chez les Fougères.

B. — Tantôt elle est postérieure et le raccordement se fait de la racine vers la tige, comme chez les Palmiers.

C. — Tantôt enfin la disposition dans la tige correspond à la phase alterne. Dans ce dernier cas, si le nombre des faisceaux de la radicule égale le nombre des faisceaux de l'hypocotyle, comme nous en avons cité tant d'exemples, il n'y a pas de raccordement à proprement parler, la continuité vasculaire est réalisée de façon parfaite.

Bien entendu, il existe, dans tous les cas, une limite externe entre l'épiderme de la tige et le tissu superficiel de la radicule, qui ont un mode de formation très différent.

4°. — L'appareil conducteur, en général, se complique à mesure que la plante se développe. Chez les Fougères, par exemple, cet appareil est simple dans le cotylédon ainsi que dans l'hypocotyle. Puis, dans les feuilles suivantes, la courbe criblée se complique en même temps que les groupes vasculaires se multiplient et s'agencent diversement entre eux, tandis que la complication dans la tige peut s'accroître, en outre, de la fusion de ces systèmes foliaires. Si les groupes conducteurs demeurent

séparés, on a la structure dite polystélique ; s'ils se fusionnent, on a la structure dite solénostélique. Comme les groupes conducteurs peuvent appartenir aux différentes phases et que leur fusionnement peut s'opérer à divers degrés, il en résulte pour la tige et parfois aussi pour la feuille, un grand nombre de manières d'être auxquelles on a appliqué autant de désignations spéciales. Mais ces désignations ne concordent pas toujours avec l'ontogénie, parce que la limitation endodermique est un critérium qui ressort surtout de la physiologie, au lieu d'être purement morphologique.

5°. — Durant le premier cycle, le limbe foliaire présente la disposition opposée. Cette disposition provient d'une réduction de la structure déjà réalisée dans le pétiole, ou bien elle représente la phase primitive de l'évolution et conduit, par différenciation progressive, à l'une ou à l'autre des dispositions du premier cycle.

6°. — Avec le second cycle, le limbe foliaire acquiert la disposition superposée, qui est précédée de la disposition intermédiaire et de la disposition alterne, ainsi que le montre le développement des cotylédons chez les Phanérogames.

Par conséquent, s'il est logique de partir de la feuille pour interpréter complètement l'organisation de la tige, quand il s'agit d'une Fougère, il n'en est plus ainsi quand il s'agit d'une Phanérogame.

C'est pourquoi, lorsque les partisans des différentes Théories prennent la disposition superposée comme point de départ de l'évolution vasculaire, ils attribuent à cette évolution une marche absolument contraire à celle qui est réalisée dans l'ontogénie.

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE MÉMOIRE

TROISIÈME PARTIE

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE VOLUME

TABLE DES FIGURES DANS LE TEXTE

CONTENUES DANS CE VOLUME

12195-10. — CORBEIL. IMPRIMERIE CRÉTÉ.

